MITTHEILUNGEN

AUS

DEM GESAMMTGEBIETE

DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. A. SCHENK UND DR. CHR. LUERSSEN.

ZWEITER BAND.

ERSTES HEFT.

MIT ZWÖLF LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON FRIEDRICH FLEISCHER.
1875.

MITTHEILUNGEN

AUS

DEM GESAMMTGEBIETE

DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. A. SCHENK UND DR. CHR. LUERSSEN.

ZWEITER BAND.

ERSTES HEFT.

MIT ZWÖLF LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON FRIEDRICH FLEISCHER.
1875.

Inhalt des ersten Heftes.

Luerssen, Chr., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farn-Sporangien. I. Das Sporangium der Marattiaceen. 2. Abtheilung. Mit Tafel I—IV 1

Lohde, G., Ueber die Entwicklungsgeschichte und den Bau einiger Saamenschalen. Mit Tafel V und VI 43

Barcianu, D. P., Untersuchungen über die Blüthenentwicklung der Onagraceen. Mit Tafel VII 81

Pedersen, R., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Vorkeims der Polypodiaceen. Mit Tafel VIII 130

Haenlein, F. H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Compositenblüthe. Mit Tafel IX und X 144

Barcianu, D. P., Ueber die Blüthenentwicklung der Cupheen. Mit Tafel XI 179

Stoll, R., Ueber den Krebs der Apfelbäume. Mit Tafel XII . . . 194

Winter G., Puccinia sessilis Schneider und ihr Aecidium 204

I.

Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Farn-Sporangien.

I. Das Sporangium der Marattiaceen.

II. Abtheilung.[1])

Von

Dr. Chr. Luerssen.

Hierzu Tafel I—IV.

---

2. Nachträgliche Bemerkungen über Marattia.

Hierzu Taf. III. Fig 30—32.

Für jeden Forscher ist es stets ein befriedigendes Ereigniss, wenn ein Fachgenosse unabhängig und ohne selber etwas von gleichzeitig an anderen Orten angestellten Untersuchungen zu wissen, zu gleichen Resultaten in seinen Beobachtungen gelangt. Russow's „Vergleichende Untersuchungen, betreffend die Histiologie u. s. w. der Leitbündel-Kryptogamen“ [2]) verdienen in Bezug auf die Marattiaceen, obgleich wenig vollständig in der Darlegung des Entwickelungsganges des Sporangiums, den Vorzug der Priorität, indem sie, wenn auch etwas später veröffentlicht, doch zeigen, dass Russow bereits früher als ich den wahren Sachverhalt bei der Anlage der Sporangien erkannt hat.

---

[1]) Vgl. Mittheilungen aus dem Gesammtgebiete der Botanik von Schenk und Luerssen. Bd. I, Seite 313 u. folgende, Tafel XX—XXII.

[2]) Mém. de l'acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg, sér. VII, vol. XIX, no. 1 (1872).

Russow spricht sich [1]) in folgender Weise darüber aus:

„Meine Beobachtungen über die Entwickelung der Sporangien von Marattia cicutaefolia sind zwar sehr lückenhaft, da die Sporangien bei Anlage der Sporenmutterzellen vertrockneten, und ich auf die Bildung der Sporangien aufmerksam wurde zu einer Zeit, wo keine mehr in der ersten Anlage zu treffen waren; doch geht so viel mit Sicherheit aus den jüngsten von mir beobachteten, wie auch den späteren Stadien der Entwickelung hervor, dass die Sporangien ihren Anfang nicht mit einer, sondern mehreren Zellen nehmen [2]), unter denen keine durch in bestimmter Richtung erfolgende Theilungen sich vor den übrigen auszeichnet, etwa als Scheitelzelle fungirend. [3]) Im Hinblick auf den übereinstimmenden Bau der reifen Ophioglosseen-Sporangien und die Entwickelung der Sporangien von Lycopodium [4]), die in den ersten Entwickelungsstadien in der Anordnung der Zellen und Verbindung mit dem Blatte eine auffallende Aehnlichkeit mit den beobachteten Stadien des Marattia-Sporangiums aufweisen, wird es mehr als wahrscheinlich, dass letzteres nicht nur seinen Anfang mit mehreren Zellen nimmt (vielleicht wie bei Lycopodium mit Zellen des Mesophylls, die sich hügelartig über die Blattfläche wölben, von der Epidermis bedeckt), sondern dass auch die weiteren Stadien der Entwickelung denen des Lycopodium- und Botrychium-Sporangiums entsprechen, nämlich: dass die Sporenmutterzellen nicht durch successive Zweitheilung einer Centralzelle hervorgehen [5]), sondern in Folge unregelmässiger Theilungen der durch Wucherung des Blattmesophylls gebildeten Zellen entstehen. Da in Rücksicht des zeitlichen Auftretens der Sporangien Marattia von

---

[1]) A. a. O. Seite 109. — Al. Braun in seinem Referat über Russow's Abhandlung in Mélang. biolog. t. d. Bullet. de l'acad. imp. d. sc. de St. Pétersbourg, vol. IX. pag. 94

[2]) Vgl. meine Abhandl. a. a. O. Seite 320 und 339.

[3]) Vgl. meine Abhandl. a. a. O. Seite 321. — Russow, a. a. O. Taf. VIII, Fig. 164.

[4]) Russow, a. a. O. Taf. VIII, Fig. 166—168. — Vgl. auch Hegelmaier's Untersuchungen „Zur Morphologie der Gattung Lycopodium"; Botan. Zeit. 1872, Seite 828, Taf. XI, Fig. 58. — Luerssen, Die Farne der Samoa-Inseln; Mittheilungen a. d. Gesammtgeb. d. Botan. Bd. I, Seite 401.

[5]) Vgl. meine Abhandl. a. a. O. Seite 323, 326 u. s. w., wo zwar nicht mit diesen kurzen Worten das thatsächliche Verhältniss hervorgehoben wurde, jedoch aus der Darstellung dasselbe hervorgeht.

Lycopodium und Botrychium abweicht, mit den Polypodiaceen aber übereinstimmt, in sofern lange nach Anlage der Epidermis das Hervorsprossen der Sporangien sichtbar wird, so liegt die Annahme nahe, dass auch hinsichtlich der örtlichen Anlage der Sporangien zwischen Marattiaceen und Polypodiaceen eine Uebereinstimmung obwalte, somit die Sporangien der Marattiaceen Epidermoidalgebilde seien; es bliebe dann hinsichtlich der Anlage nur der Unterschied bestehen, dass bei den Marattiaceen das Sporangium seinen Anfang mit mehreren Epidermiszellen nimmt, während es bei den Polypodiaceen mit einer Zelle beginnt."

In einer Anmerkung fügt dann Russow [1]) hinzu: „Eine nachträgliche Untersuchung (im Sommer 1871 in Berlin) hat die letzt ausgesprochene Vermuthung bestätigt. Das Sporangium bei Marattia geht aus zahlreichen Epidermiszellen hervor ohne Betheiligung der Zellen des Mesophylls."

Wenn ich es früher [2]) unentschieden liess, ob nicht doch vielleicht bei Marattia Zellen des unter der Epidermis liegenden Blattparenchyms sich an dem Aufbau des Sporangiums betheiligen möchten, so kann ich jetzt, gestützt auf nachträgliche Untersuchungen an mehreren der bereits früher namhaft gemachten Arten der Gattung, besonders Marattia laxa Kze. [3]), mit Russow versichern, dass die Epidermiszellen allein es sind, welche durch ihre verticale Streckung den Anfang zur Sporangienentwickelung machen, und dass das Blattparenchym sich in keiner Weise daran betheiligt. Mit dem späteren Zusatze Russow's fällt dann natürlich auch dessen frühere Darstellung, als ob die Sporenmutterzellen „in Folge unregelmässiger Theilungen der durch Wucherung des Blattmesophylls gebildeten Zellen entstehen", fort. Das Gewebe der Sporenmutterzellen ist das durch die allmähligen Theilungen der Epidermiszellen nach innen abgeschiedene, durch unregelmässige Theilungen sich vermehrende Centralgewebe der beiden Sporangienhöcker nach Bildung der dieselben fächernden Scheidewände. [4])

---

[1]) l. c. pag. 110.

[2]) l. c. pag. 320.

[3]) Vgl. a. a. O. die Anmerkung auf Seite 321, in der bereits hierauf hingedeutet wurde.

[4]) Vgl. die ausführlichere Darstellung a. a. O. Seite 323 und folgende.

Schon in der früheren Abhandlung habe ich erwähnt [1]), dass bei Marattia cicutaefolia Klf. die Anlage der beiden Sporangienhälften bereits nach wenigen Theilungen der Zellen des Epidermishöckers gebildet wird, während dieselbe bei Marattia laxa Kze. viel später auftritt. Der Unterschied ist so bedeutend, dass die jugendliche Sporangiumanlage letzterer Art lange Zeit als ein einfacher, bis zu 9 Zellen Höhe über dem ursprünglichen Niveau reichender, steil aufsteigender Kamm dem fertilen Nerven aufsitzt (Taf. III, Fig. 30 im Verticalquerschnitt), die Abstammung der im Innern gelegenen Zellen aus der Epidermis noch sehr gut, vorzüglich in den obersten Lagen erkennen lassend. Der Inhalt der Zellen ist derselbe wie bei Marattia cicutaefolia Klf. [2]) Die beiden sich später differenzirenden Sporangienhälften convergiren bei Marattia laxa Kze. auch viel stärker, als bei Marattia cicutaefolia Klf. (Taf. III, Fig. 31 und 32). [3]) Ihr kräftigstes Wachsthum fällt weiter rechts und links von der trennenden Längsfurche beider Sporangienlappen; die Hervorwölbung nach aussen, beziehentlich rechts und links, ist in Folge dessen bereits auf einem verhältnissmässig viel früheren Entwickelungsstadium schärfer ausgeprägt (Taf. III, Fig. 31 und 32), als bei Marattia cicutaefolia Klf., bei welcher die beiden Sporangienhälften lange Zeit ziemlich senkrecht abfallende Aussenflächen zeigen [4]), und damit ist auch bei Marattia laxa Kze. die früher eintretende Differenzirung des Sporangiumstieles bedingt.

Es wurde schon von Russow [5]) und von meiner Seite [6]) betont, dass beim Wachsthum des Marattiaceen-Sporangiums eine Scheitelzelle nicht thätig ist. Hierzu sei jetzt noch bemerkt, dass ich mehrfach, wie auch bereits bei späterer Gelegenheit von mir hervorgehoben wurde [7]), bei Marattia laxa Kze. an den Stellen der stärksten Hervorwölbung der jugendlichen Sporangienhälften eine einer Scheitelzelle im Verticalschnitt ähnliche Zelle sah, die aber nicht auf allen Verticalquerschnitten desselben Sporan-

[1]) l. c. pag. 322.

[2]) l. c. pag. 523.

[3]) Vgl. a. a. O. Taf. XX, Fig. 3—5.

[4]) Vgl. a. a. O. Taf. XX, Fig. 4 und 5.

[5]) l. c. pag. 109.

[6]) l. c. pag. 321.

[7]) Tageblatt der 45. Versamml. deutsch. Naturforscher und Aerzte zu Leipzig, 1872, pag. 148. Botan. Zeit. 1872, pag. 769.

giums auf der gleichen Stelle sich zeigte, sondern die Lage wechselte, oder auch in einer oder beiden Hälften gänzlich fehlte (Taf. III, Fig. 31, linke Hälfte, x) Dass wir es hier nicht mit einer ersten Scheitelzelle oder etwa jederseits mit einer Längsreihe von Scheitelzellen zu thun haben, leuchtet ein. Es treten nur hie und da, wenn die Hervorwölbung der Sporangienhälften in Folge des allgemeinen Wachsthums der oberflächlich gelegenen Zellen eine bedeutendere wird, schiefe Längswände in einzelnen Zellen auf, die ein scheitelzellenartiges Stück aus der Mutterzelle abschneiden, welches aber sehr bald wieder, schon bei der nächstfolgenden Theilung, durch eine der Sporangiumaussenfläche parallel auftretende Wand in eine gewöhnliche Randzelle übergeführt wird (Taf III, Fig. 31, x'). So wie einmal das Sporangium ein gewisses Alter erreicht hat, treten solche einer Scheitelzelle ähnlichen Zellen überhaupt nicht mehr auf.

Alle übrigen Vorgänge stimmen bei Marattia laxa Kze., wie auch bei anderen Arten, so mit den gleichartigen der Marattia cicutaefolia Klf. überein, dass ich auf die früher gegebene Darstellung verweisen kann.

3. Ueber Bildungsabweichungen bei Marattiaceen-Sporangien.

Hierzu Taf. II, Fig. 29; Taf. III. Fig. 33—39 und Taf. IV, Fig. 40—47.

Während die botanische Litteratur bei den übrigen Gefässpflanzen umfangreiche Angaben über Abnormitäten der verschiedensten Art an wohl sämmtlichen Pflanzentheilen aufzuweisen hat, sind derartige Nachweise bei Gefässcryptogamen im Ganzen spärlich verzeichnet, und vollends für das Sporangium lassen die angegebenen Fälle sich an den Fingern herzählen. Der Hauptgrund hierzu ist wohl darin zu suchen, dass in der grossen Mehrzahl der systematischen Werke bei Umgrenzung der Formen, wie der Gattungen, auf die Sporangien wegen der grossen Uebereinstimmung derselben im Bau bei den meisten Familien der eigentlichen Farne kaum noch Rücksicht genommen wird.

Mir mit Sicherheit aus der Litteratur augenblicklich bekannte, wenn auch den Gegenstand möglicher Weise nicht erschöpfende Fälle sind folgende:

Von Taenitis spicata Metten. (Hymenolepis ophioglossoides Kaulf.)

bildet Fée [1]) ein Sporangium ab, an dem alle Theile bis auf den Stiel und den Ring reducirt sind, und von der davon getrennt gehaltenen Hymenolepis mucronata Fée werden „Sporangien" dargestellt [2]), welche in Spreuschuppen übergehen sollen.

Ferner theilt Reichenbach fil. mit [3]), dass in Gardener's Chronicle [4]) Sporangien eines Hymenophyllum abgebildet seien, welche senkrechte Ringe wie bei den Polypodiaceen besitzen.

Ich selbst habe an den Sporangien von Gymnogramme chaerophylla Desv. nicht selten beobachtet, dass eine oder mehrere Zellen des Ringes sich durch der Längsausdehnung dieses Gebildes parallele Wände in je zwei rechts und links neben einander liegende Zellen theilen und so den Ring oft auf eine ganze Strecke zweireihig machen, ein Fall, der auch sonst noch bei Polypodiaceensporangien vorkommen dürfte.

Aus anderen Ordnungen der Gefässkryptogamen fand ich bei Psilotum triquetrum Sw. häufig zweifächerige, ja sogar hie und da einfächerige Sporangien statt der normal dreifächerigen, und F. Mueller berichtet [5]) von Tmesipteris Tannensis Bernh., dass das sonst zweifächerige und zweiklappige Sporangium in seltenen Fällen dreifächerig und dreiklappig sei.

In Bezug auf die Gattung Marattia habe ich bereits in der ersten Abtheilung dieser Arbeit [6]) abnorm ausgebildete Sporangien von Marattia cicutaefolia Klf. und M. fraxinea Sm. erwähnt. Diesen Fällen kann ich in den vorliegenden Zeilen eine ganze Reihe solcher bei Marattia Kaulfussii Sm. beobachteter hinzufügen. Diese Art, bekanntlich vor den übrigen Arten der Gattung durch den bedeutend entwickelten Sporangienstiel ausgezeichnet [7]), lässt überhaupt in manchen Jahren eine grosse Anzahl ihrer Sporangien in abnormen Formen zur Entwickelung kommen, wie dies ein grosses, stets reich fructificirendes Exemplar des Leipziger botanischen Gartens zeigt. Manche derselben sind so wunderlich gebildet, so abweichend von

[1]) Genera Filicum pag. 81, 82; tab. VI. B. fig. 2".

[2]) l. c. tab. VI. B. fig. 1' und 1".

[3]) Botan. Zeit. 1872, pag. 328.

[4]) Jahrg. 1872, p. 287, Fig. 2.

[5]) Fragmenta Phytographiae Australiae. V. pag. 112.

[6]) A. a. O. Seite 338, Taf. XXII, Fig. 33—35.

[7]) Vgl. a. a. O. Taf. XXI, Fig. 22, sowie hier die Figuren 33 a und b, 35 b, 36 b, 38 b, 39 b, 46 b und 47 b.

dem gewöhnlichen Typus der Art, wie der Gattung, oft an denjenigen von Kaulfussia Bl. streifend, dass es wohl der Mühe werth ist, einige solcher Fälle etwas näher zu betrachten. Zur leichteren Uebersicht mögen dieselben in folgende Gruppen gebracht werden:

a. Sporangien zu zweien hinter einander auf demselben ungetheilten Nerven sitzend und mehr oder weniger mit einander verschmolzen.

b. Sporangien zu zweien neben einander auf den beiden Gabelästen eines Nerven, mehr oder minder mit einander verwachsen.

c. Sporangien zu dreien verschmolzen, zwei hinter einander auf demselben Aste, eines neben diesen auf dem zweiten Aste eines gegabelten Nerven.

d. Sporangien, welche in Folge ringförmiger (doppelter) Ausbildung der Sporenfächer Andeutungen zur Gattung Kaulfussia Bl. machen.

a.

Den einfachsten Fall des Vorkommens zweier mit einander verwachsener Sporangien stellt die Fig. 39 auf Taf. III dar. Von oben gesehen (Taf. III, Fig. 39 a) hat es den Anschein, als seien beide Sporangien, die sonst normal — nur das vordere etwas schwächer, als das hintere — entwickelt sind, vollständig von einander getrennt. Die Seitenansicht (Taf. III, Fig. 39 b) zeigt uns jedoch, dass solches nur in Bezug auf die eigentliche Sporenkapsel der Fall ist, dass dagegen die Sporangienstiele an der Basis mit einander verschmolzen sind, der hintere Stiel dabei normal, der vordere viel schwächer, im Querschnitt fast kreisrund und bedeutend schief nach vorn geneigt ist, um sein Sporangium in gleicher Höhe mit demjenigen des Nachbarn tragen zu können.

Das in Fig. 40 auf Taf. IV gezeichnete Doppelsporangium geht in seiner Verschmelzung bis ins Extrem weiter. Nicht nur die beiden auf einfachem Nerven sich erhebenden Stiele sind völlig mit einander vereinigt, kaum noch durch eine senkrechte Furche eine Sonderung als zum vorderen und hinteren Sporangiumtheil gehörend erkennen lassend; auch die eigentlichen Sporenkapseln treten mit einander in Verbindung, bleiben aber im oberen Theile durch eine flache Furche von einander getrennt, in deren Mitte sich ein offener,

im Querschnitt dreiseitiger Canal (Taf. IV, Fig. 40 a, c) findet, der bis zur Höhe des Stieles etwa senkrecht nach unten reicht. Das vordere Sporangium zeigt den scharfen Spalt zwischen den beiden späteren Klappen [1]), der sich auch am nicht völlig reifen Sporangium äusserlich stets durch die eigenthümliche Färbung in Folge der hier stärkeren Zellwände bemerkbar macht, und welcher im vorliegenden Falle nach hinten in zwei kurze Gabeläste ausläuft. Im hinteren Sporangium sind die beiden, hier quer zum Nerven gestellten Hälften in der Mitte gar nicht geschlossen, sondern durch einen tiefen, im Querschnitt an seiner äusseren Mündung fast halbkreisförmigen Canal getrennt (m in Fig. 40 a, Taf. IV). Nur in den rechts und links gelegenen äussersten Parthieen treten beide Klappen normal zusammen. Ein Horizontalschnitt etwas unterhalb der Mitte zeigt uns in Figur 40 b (Taf. IV) in 28facher Vergrösserung [2]) bei c den die beiden Sporangien trennenden centralen Canal, bei m' den hinteren gegabelten Längsspalt des vorderen, bei m den weit geöffneten Spalt des hinteren Sporangiums. Die quer durchschnittenen Fächer liegen vorne in zwei äusseren Längsreihen (a in Fig. 40 b), während zwei Fächer weiter nach hinten und innen gerückt sind (i). Zu diesen kommen zwei ähnlich aber nach vorne gelegene Fächer des hinteren Sporangiums (i), so dass vier innere Fächer (i) den centralen Canal (c) umgeben, nach hinten durch die in einen Halbkreis geordneten übrigen Fächer des hinteren Sporangiums abgeschlossen. Es erinnert diese Gruppirung der Fächer und die Anwesenheit des Centralcanales bereits so lebhaft an die unter d beschriebenen Fälle, dass das in Rede stehende Sporangium mit gleichem Rechte fast hätte dahin gerechnet werden können, wie das in Figur 29 auf Tafel II dargestellte.

Eine weitere eigenthümliche Missbildung wird uns durch Tafel III, Figur 37 in zehnmaliger Vergrösserung gegeben. Das Sporangium sitzt hier auf einfachem Nerven, der nur an der Anheftungsstelle des ersteren etwas angeschwollen und gekrümmt ist. Dasselbe

---

[1]) Sämmtliche auf diesen Abschnitt bezügliche Figuren, mit Ausnahme von Fig. 33 auf Tafel III, wurden in einem Stadium nahe vor völliger Reife gezeichnet, wo noch nicht die Braunfärbung der Kapsel begonnen hatte. Figur 33 stellt einen vollständigen Reifezustand dar.

[2]) Sämmtliche Horizontal- und Verticalschnitte sind in dieser Vergrösserung abgebildet worden.

erscheint mit beiden Enden nach seiner rechten Seite hin eingerollt, wobei vorne der Spalt zwischen den Klappen sich gabelt, hinten aber einfach bleibt. Nur in den beiden umgebogenen Enden sind die Fächer wie normal in zwei neben einander verlaufende, durch den Längsspalt getrennte Reihen gestellt, während in dem verbindenden Stücke blos eine Reihe vorhanden, die zweite bei x in Folge der Zusammenkrümmung völlig unterdrückt ist.

b.

Der in Figur 38 a und b auf Tafel III abgebildete Fall einer Verwachsung zweier, auf den beiden Aesten einer Nervengabelung sitzenden Sporangien ist so einfach, dass er kaum einer weitläufigen Erläuterung bedarf. Die Verschmelzung reichte so weit hinauf, dass die Stiele nur durch eine tiefe Verticalfurche getrennt, beide Kapseln im grösseren unteren Theile vereinigt waren (Fig. 38 b). Jede Kapsel zeigte, von oben gesehen, eine dreistrahlige Naht (Fig. 38 a); zwei Aeste liefen auf einander zu, eine Verbindungsnaht zwischen den anderen herstellend. Von dem früher [1]) an Marattia cicutaefolia Klf. beobachteten gleichen Falle unterscheidet sich der jetzige, von Marattia Kaulfussii Sm. geltende, nur durch den wenig in Betracht kommenden Umstand, dass die Sporangien der Gabelungsstelle des Nerven viel näher sitzen und der eine (in der Zeichnung rechte) Ast des letzteren so kurz ist, dass das betreffende Sporangium dem Ende selbst aufsitzt.

Auch das durch Tafel III, Figur 36 illustrirte Sporangium ist leicht verständlich. Die unregelmässig halbmondförmige Kapsel (Fig. 36 a) wird durch einen breiten, quer zum einfachen Theile des Nerven gestellten, seicht gefurchten Stiel (Fig. 36 b) getragen. Ihr schwach gebogener Längsspalt zeigt im etwas verbreiterten Theile links eine Gabelung in zwei Aeste, die auch in dem etwas unterhalb der Mitte geführten Horizontalschnitte Figur 36 c bei m deutlich hervortreten und mit der Hauptnaht die Fächer in drei Reihen sondern, von denen die kürzere, aus den wenigsten Sporenfächern bestehende, quer zu den beiden Hauptreihen steht, welche ihr im Bogen ausweichen.

Ein drittes Sporangium dieser Gruppe (Taf. IV, Fig. 42) be-

[1]) l. c. pag. 339, tab. XXII, Fig. 34.

sitzt, der Gabelungsstelle des Nerven selbst aufsitzend, eine ziemlich genau V-förmige Gestalt, die Oeffnung der Schenkel mit den Nervenästen nach aussen gekehrt, die Naht in gleicher Weise gebogen und an dem Winkel derselben mit einer weiteren kurzen Naht versehen (Fig. 42 b), welche das ganze Sporangium dreiklappig aufreissen lässt. Durch letzteres Verhalten unterscheidet es sich von den im ersten Abschnitte dieser Arbeit von Marattia cicutaefolia Klf. [1]) und Marattia fraxinea Sm. [2]) dargestellten abnormen Sporenkapseln.

Einen Schritt weiter gehend wird dann das sonst ähnlich gebaute Sporangium selbst dreilappig (Taf. IV, Fig. 41 a), der dritte Ast der Naht stärker entwickelt, wie in Figur 42 derselben Tafel. Die Nähte selbst aber sind nur im oberen Theile völlig vereinigt; in der Tiefe reichen sie nicht bis in das Centrum (Fig. 41 b), sondern bleiben auf die Lappen beschränkt.

Das von mir in Figur 45 auf Tafel IV gezeichnete Sporangium führt uns aus dieser Gruppe der Abnormitäten zur Gruppe d hinüber. Das Sporangium ist vollständig hufeisenförmig gekrümmt, der Gabelungsstelle des Nerven aufsitzend, seine Schenkelöffnung, von der kaum noch die Rede sein kann, dem Fiederrande zugewendet, auf welcher Seite sich auf dem etwas breiteren Sporangienstiele eine schwach angedeutete verticale Furche befindet. Im oberen Theile sind die Enden beider Sporangienschenkel frei, im unteren jedoch, dicht über dem Stiele, verwachsen. Ein tiefer, ziemlich breiter Canal (in Fig. 45 a der dunkele Fleck) führt bis auf den Stiel hinunter. Der Horizontalschnitt Figur 45 b ist leider etwas schief ausgefallen, so dass die an der stärksten Krümmung gelegenen Fächer weggefallen sind. Hier zeigen sich nun die Fächer deutlich in zwei fast ringförmig um einander gelegene Reihen, eine innere (i) und eine äussere (a), geordnet, die Fächer der Aussenreihe im Allgemeinen etwas tiefer gelegen und die Mehrzahl derselben kleiner, als die der Innenreihe. Die trennende Spalte, welche auf der einen Seite (in der Fig. 45 b rechts) durch Gabelung nochmals eine Lappung versucht, läuft auf der entgegengesetzten Seite weniger tief, im Ganzen aber beide Fachringe vollständig trennend. Der centrale

[1]) l. c. pag. 339, tab. XXII, Fig. 33.

[2]) l. c. pag. 339, tab. XXII, Fig. 35.

Canal (c) ist auch hier noch sehr weit, da er ziemlich plötzlich in der Tiefe schliesst.

Ob und wie weit die unter b aufgeführten Fälle einer sogenannten Verwachsung zweier Sporangien angehören, ist freilich eine Frage, die nur durch die Entwickelungsgeschichte beantwortet werden kann. Sporangien, wie das in Figur 38 a und b auf Tafel III mitgetheilte Beispiel, lassen vielleicht keine andere Deutung zu, als dass dicht neben einander auf zwei Nervenästen sich entwickelnde Sporenkapseln bereits in einem früheren Entwickelungsstadium bei engem Aneinanderliegen mit einander sich vereinigten. Allein bei den meisten der übrigen aufgeführten Missbildungen ist es eben so gut möglich, ja in vielen Fällen sogar das Wahrscheinlichste, dass die sogenannten Verwachsungen in Wirklichkeit eine einzige Sporangienanlage zur Grundlage hatten. Dieselbe war vielleicht schon in ihrer Jugend von anderer als der gewöhnlichen Gestalt, namentlich dann, wenn sie genau auf der Gabelungsstelle eines Nerven in etwas bedeutenderer Ausdehnung entstand. Entwickelten sich dann statt der zwei normal auftretenden Höcker, welche die späteren Sporangienlappen bilden, deren drei, gleichgültig ob von gleicher Grösse oder nicht, so mussten dadurch alle die in den bezeichneten Fällen geschilderten Formen der dreilappigen Sporangien entstehen. Da ich bei meinen früheren Untersuchungen solche Abweichungen an ganz jungen Sporangien nicht beobachtete, bei Entdeckung der abnormen Formen aber die weitere Gelegenheit dazu nicht mehr gegeben war, so kann ich das hier Gesagte natürlich nur als Vermuthung meinerseits hinstellen.

c.

Das für diese Gruppe gewählte Beispiel ist gewissermassen eine Combination der beiden in den Figuren 36 und 39 auf Tafel III dargestellten, oben unter a und b beschriebenen Fälle. Der die Sporangien tragende Nerv gabelt sich in zwei Aeste, von denen der (in Figur 35 a) rechts verlaufende aber weniger stark entwickelt ist, als sein Nachbar. Zwei Sporangien, ein grösseres hinteres (h) und ein kleineres vorderes (v), sind so mit einander verschmolzen, dass nur die Sporenkapseln der Hauptsache nach frei sind (Fig. 35 c). Das grosse hintere Sporangium sitzt auf der Gabelung des Nerven und zeigt ganz den unter b, Figur 36, beschriebenen Bau (Fig. 35 c

bei h); das kleinere vordere entspringt auf dem kurzen Nervenaste, so dass es, von vorne gesehen (Fig. 35 b), um ein Weniges nach links gerückt ist. Im Bau seiner nur wenigfächerigen Kapsel ist letzteres völlig normal (Fig 35 c bei v).

d.

Die uns jetzt entgegentretenden Fälle, zu denen, wie schon oben (pag. 8) bemerkt, auch die Figur 40 auf Tafel IV gerechnet werden könnte, beginnen mit Figur 29, Tafel II, in einfachster Weise. Das hier gezeichnete Sporangium besitzt in seiner Mitte eine unregelmässige, namentlich nach einer Seite (in der Fig. 29 a rechts) scharf umrandete, grubige Vertiefung, die in der Tiefe bis zum Niveau des Stielendes in einen engeren Canal ausläuft (c in Fig. 29 b). In derselben liegen einige zwischen die beiden normalen Fachreihen eingeschobene innere Fächer, die in der Figur 29 a sich an die links befindlichen anschliessen und nach rechts abfallend scharf von denen der rechten Seite sich absetzen. Dieselben befinden sich jedoch so oberflächlich, dass sie im Horizontalschnitt (Fig. 29 b) nicht mehr getroffen wurden. Von der Mitte etwa der Gruben-Seitenränder liefen zwei kurze Nebenspalten aus (Fig. 29 a), die aber im Horizontalschnitt durch die Mitte ebenfalls nicht mehr hervortraten, wo sogar der normale Längsspalt eine Unterbrechung hatte (Fig. 29 b).

Bereits um Vieles schärfer ausgeprägt ist die Einschiebung einer centralen, nun ringförmig werdenden Sporenfachreihe zwischen die beiden normalen Längsreihen, die dabei auch mehr oder weniger sich ebenfalls zum Kreise ordnen, bei dem auf Tafel IV, Figur 44, erläuterten Sporangium. Dieses können wir uns so entstanden denken, dass ein Sporangium, wie es die schon beschriebene Figur 45 a veranschaulicht, noch weiter in seinen zusammengebogenen Schenkelenden verschmilzt, so dass die innere Fachreihe vollständig, die äussere fast zum Ringe zusammentritt, während gleichzeitig die Stelle der stärksten Krümmung sich lappenartig, mit besonderer Naht versehen, erweitert. Dabei stellen sich die Fachreihen so, dass der innere, in einer umgekehrt kegelförmigen Gewebemasse liegende Ring (vgl. auch Fig. 33 und 46, 47) etwas höher liegt, als der äussere, in Folge welcher Lage die Fächer beider auf verschieden tiefen Horizontalschnitten von ungleicher Weite erscheinen: in einem

höher geführten Schnitte die Innenfächer (Taf. IV, Fig. 44 b), in einem tieferen die Aussenfächer am grössten (Fig. 44 c), die Innenfächer oft schon ganz verschwindend (wie in Figur 43 derselben Tafel). Ein ringförmiger Spalt trennt beide Reihen der Sporenfächer (m in Fig. 44 b) und sendet in unserem speciellen Falle nach vorne und hinten noch je eine kurze Naht (n in Fig. 44 b und 44 c) aus. Die für das normale Marattiaceen-Sporangium so charakteristischen verdickten Zellen der die Fachreihen in ihrem unteren Theile trennenden Längswand des ganzen Sporangiums [1]) sind auch hier in derselben Weise vorhanden. Nur verlaufen sie entsprechend der Lagenveränderung der Fächer in einer ringförmig unter der Furche sich herumziehenden, bei unserer Figur nicht vollständig zusammenschliessenden Zone [2]), welche natürlich nur in tiefer geführten, den Ringspalt nicht mehr berührenden Schnitten sichtbar wird. Selbst in bedeutenderer Tiefe, in welcher bekanntlich auch beim normalen Sporangium die Membranverdickungen dieser Zellen abnehmen [3]), sind sie trotz der nicht völligen Reife des Sporangiums noch durch beträchtlich geringeren Radialdurchmesser, sowie regelmässigere, fast an jugendliche Korkgewebe erinnernde Form und tangentiale Streckung von den übrigen Zellen unterscheidbar. — Endlich tritt auch hier, wie in mehreren schon früher geschilderten Sporangien, ein centraler, vorläufig noch schmal spaltenförmiger Canal (c in Fig. 44 b und 44 c) auf, der erst etwa in der Höhe des Stieles verschwindet.

Das dritte, in den Figuren 34 a und 34 b auf Tafel III gezeichnete Sporangium ist dem eben beschriebenen so ähnlich, dass es keiner weiteren Erläuterung bedarf. a bezeichnet auch hier, wie bei den übrigen Figuren, die äussere, i die innere Sporenfachreihe.

Dasselbe gilt von Figur 43 a—c, Tafel IV, in welcher uns schon eine grössere Regelmässigkeit entgegentritt, sowie in Bezug auf die äussere Form von Figur 46 a, Tafel IV. Dagegen mögen den in den Figuren 46 b und 46 c dargestellten Verticalschnitten, die in der Richtung des Pfeiles der Figur 46 a geführt wurden, noch einige Worte gewidmet sein. Von beiden Schnitten stellt Figur 46 b einen

[1]) Vgl. a. a. O. Seite 334, Taf. XXII, Fig. 23 bei x

[2]) Dieselbe wurde hier wie in den späteren Figuren der Lage nach durch die Schattirung angedeutet.

[3]) l. c. pag. 334.

ziemlich genau durch die Mitte des auch hier vorhandenen, nach oben sich trompetenartig erweiternden, centralen Canales (c) gehenden dar, während der in Figur 46 c gezeichnete weiter auswärts genommen wurde. Daher ist auch in ersterer Figur der oben erwähnte Mantel verdickter Zellen (x) unter der ringförmig zwischen innerer (i) und äusserer (a) Fachreihe verlaufenden Furche (m) in grösserer Ausdehnung und im Radialschnitt getroffen, während die Figur 46 c nur ein schmales Zonenstück als Tangentialschnitt zeigt.

Die Figur 47 auf Tafel IV, einen genau durch die Mitte gehenden Verticalschnitt eines noch besser ausgeprägten Sporangiums der vorhergehenden Art wiedergebend, schliesst sich in jeder Beziehung an Figur 46 b an und zeichnet sich der Hauptsache nach nur durch den noch weiteren Centralcanal gegenüber der letzteren aus.

Am schönsten tritt uns aber in Figur 33, Tafel III, die abnorme Gestalt der letzterwähnten Sporangien im Reifezustande, eben aufgesprungen, entgegen. Von oben gesehen fast genau kreisrund, zeigte dies Sporangium zwei zu regelrechten Kreisen verbundene, concentrische Fachreihen und im Centrum einen tiefen, sogar bis in den Stiel sich fortsetzenden Canal, der, wie uns der Verticalschnitt Figur 33 b zeigt, aus einem grösseren, umgekehrt trichterförmigen, oberen Raume und aus einer engeren, allmählig sich verjüngenden, unteren Höhlung besteht. Würden wir diesen Längsschnitt vertical halbiren, so würde ein Uneingeweihter jede Hälfte von dem Verticalschnitte eines normalen Sporangiums der Marattia Kaulfussii Sm. nicht unterscheiden können. — Auch hier bezeichnet x die Zone dickwandiger, die Fachreihen trennender Zellen des normalen Sporangiums, die in dem ausserhalb des Stieles, nur durch die Kapsel geführten Tangentialschnitte (Fig. 33 c) einzig durch eine schmale Querzone (x) zwischen den beiden Fachreihen angedeutet wird.

In diesen zuletzt geschilderten Fällen ist es nun die eigenthümliche, ringförmige Stellung der hier zwar in doppelter, bei Kaulfussia nur in einfacher Reihe vorhandenen Sporenfächer, sowie das Auftreten eines grubenartigen Canales im Centrum des Sporangiums, das uns die Anklänge an die genannte Gattung giebt. Wir dürfen uns nur den inneren Fachring bei bleibendem Canal

fortdenken, um der Form nach das Kaulfussia-Sporangium zu erhalten. [1])

4. Danaea.

Hierzu Tafel IV, Fig. 48—52.

Unter den Gattungen der Marattiaceen ist Danaea in Bezug auf die Sporangien wohl am nächsten mit Marattia verwandt. Bei beiden Gattungen sind die Sporangien, die ich auch bei Danaea und Kaulfussia in dem früher [2]) erläuterten Sinne auffasse, vielfächerig und in der Richtung der Nerven letzter Ordnung lang gestreckt, freilich bei Danaea am meisten, denn hier erreichen sie bei der Danaea simplicifolia Rudge eine Länge von zwei Centimetern und sogar etwas darüber, während sie in der Breite kaum einen Millimeter zeigen. Dieses Längenverhältniss wechselt jedoch sehr nach der Breite der fructificirenden Fiedern bei den verschiedenen Formen, so dass Danaea stenophylla Kze., D. Wendlandi Rchb. fil. u. a. bei oft etwas grösserem Breitendurchmesser viel kürzere Sporangien besitzen. Immer aber nehmen dieselben fast die ganze Breite der halben fertilen Fieder zwischen Mittelnerv und Rand derselben ein, so dass beiderseits nur ein schmales Stück Blattunterseite sichtbar bleibt (Taf. IV, Fig 48). Dabei ist der Dickendurchmesser der Fieder in der Region, wo das Sporangium mit schmalem, leistenartigen Receptaculum aufsitzt, im Verhältniss zu den allgemeinen Dimensionen derselben ein nur geringer (Taf. IV, Fig. 49 und 50). Dafür erheben sich aber wie Mauern zwischen den benachbarten Sporangien je eine schmale Lamelle parenchymatischen Gewebes (Taf. IV, Fig. 48, l), die sich in ihrer obersten Region nach rechts und links (im Verticalquerschnitte gedacht) immer, oft bedeutend, verbreitert und im frischen Zustande das Sporangium zu jeder Seite indusienartig etwas bedeckt, ohne aber selbst ein Indusium zu sein, wie Presl [3]) dasselbe auffasst. Im Allgemeinen in ihrer Form mit einer Eisenbahnschiene vergleichbar, unterscheidet sie sich darin von letz-

[1]) Vgl. hier den 5. Abschnitt.

[2]) l. c. pag. 315.

[3]) Supplem. Tent. Pteridogr. pag. 33.

terer nur durch Anwesenheit einer seichten Furche, die der ganzen Länge nach über ihren Scheitel verläuft (Taf. IV, Fig. 49 und 50). Nach dem Fiederrande und der Fiedermittelrippe zu dachen sich die Lamellen etwas ab; da aber auch auf den Schmalseiten der Sporangien eine Erhebung der Blattfläche vorhanden ist, so werden durch alle diese Umstände lange, an beiden Enden gerundete Gruben gebildet, in welchen die Sporangien bis fast zum Scheitel eingesenkt sitzen.

Ueber die weiteren, äusserlich auftretenden Verhältnisse des Danaea-Sporangiums geben die systematischen Werke, z. B. Presl's Supplementum tentaminis pteridographiae pag. 33 und folgende, vorläufig genügenden Aufschluss, so dass hier von der Darstellung derselben abgesehen werden darf.

Wie bei Marattia, so ist auch bei Danaea das ganze Sporangium durch eine von einem Ende bis zum andern verlaufende Längswand in zwei rechts und links gelegene, jedoch bei der Reife sich nicht trennende Hälften getheilt, deren jede durch eine nach den Arten und der Breite des betreffenden Fiedertheiles (Basis — Mitte — Spitze) sehr wechselnde Anzahl von Querwänden in eine Reihe von Fächern, wie bei Marattia, zerfällt. Die Anzahl der Fächer ist dadurch, dass Längswand wie Querwände auch bei unversehrtem Sporangium durch dunklere Streifen auf der Aussenfläche sich kenntlich machen, durch schwach kuppelförmige Erhebung der Fachdecke, sowie endlich durch den jedes Fach im Reifezustande öffnenden Porus, leicht zu ermitteln.

Die das Sporangium in die zwei Fachreihen theilende Längswand ist bei den darauf untersuchten Formen (Danaea elliptica Bory, D. stenophylla Kze. und D. simplicifolia Rudge) in ihrer basalen Hälfte am schmalsten, oft nur aus zwei deutlich durch Behandlung mit Kali sichtbar zu machenden, neben einander liegenden Zellenschichten gebildet, deren Zellen, im Verticalquerschnitt gesehen, schmal, dafür aber ziemlich stark vertical gestreckt sind. Ihre Wände sind hier zwar stärker, als diejenigen der das Fach auskleidenden verschrumpfenden Zellen, aber sie sind nicht in dem Masse verdickt, auch nicht mit Tüpfelcanälen versehen, wie die

Zellen der entsprechenden Längswand bei Marattia.[1]) Da eine centrale Längsfurche, wie sie bei Marattia vorkommt, bei Danaea in der oberen Sporangiumhälfte nicht vorhanden ist, so reicht die Längsscheidewand bei letzterer Gattung bis unter die Decke des Sporangiums, in der oberen Hälfte im sanften Bogen ihre Zellenschichten in der Breite auf etwa fünf bis sechs vermehrend. Zugleich werden aber auch die Zellen hier breiter, im Verhältniss dazu niedriger, im Allgemeinen unregelmässig rundlich-polyedrisch. Dass die einzelnen Dimensionen etc. bei den verschiedenen Formen geringen Modificationen unterworfen sind, darüber herrscht wohl kein Zweifel, da ja auch Breite und Höhe der Sporangien selbst wechseln und darnach zum Theil Aenderungen eintreten können. Im Allgemeinen sind jedoch solche Abweichungen bei den untersuchten Formen untergeordneter Natur.

Aehnlich verhält es sich mit den Scheidewänden der einzelnen Fächer beider Reihen. Nur zwei bis drei Zellenschichten (abgesehen von der verschrumpften inneren Fachauskleidung) in ihrem grössten unteren Theile aufweisend, verbreitern sie sich in analoger Weise ebenfalls nach oben, jedoch lange nicht so stark, wie die Längswand. Ihre Zellen sind mit in der Regel bedeutend verdickten, canallosen Wänden versehen und kommen dadurch, abgesehen von den Tüpfelcanälen bei Marattia, letzterer Gattung sehr nahe. Auch in der langgestreckten Form stimmen die Scheidewandzellen beider Gattungen überein; jedoch sind dieselben bei Danaea auch in der Nähe der Längswand im Allgemeinen mehr vertical gestellt, während sie bei Marattia, wo freilich die Längswand nur die halbe Höhe etwa besitzt, von letzterer radienartig divergiren.[2])

Die Aussenwand der Sporenfächer — und somit des ganzen Sporangiums — ist bei Danaea meistens dünner, wie bei Marattia. Ihre Stärke wechselt bei den einzelnen untersuchten Arten von zwei bis zu vier Zellschichten.[3]) Die Zellwände sind auch hier bis zu einem gewissen Grade bei den einzelnen Arten verdickt und wie diejenigen der Scheidewände gelblich bis gelbbraun gefärbt.

Eine Schicht zum Theil zerstörter Zellen, wohl

[1]) l. c. pag. 334, tab. XX, fig. 23, bei x.

[2]) Vgl. a. a. O. Seite 323 und 335, sowie Tafel XXII, Fig. 23.

[3]) Siehe auch Russow's Vergl. Untersuch. l. c. pag. 109.

dieselbe Rolle während und nach der Sporenbildung spielend, wie bei Marattia [1]), bekleidet auch bei Danaea die ganze innere Wandung der einzelnen Fächer.

Das Oeffnen der Danaea-Sporangien erfolgt bekanntlich durch eine eben so grosse Zahl kleiner, scheitelständiger Poren, als Fächer vorhanden sind (Taf. IV, Fig. 48–50). Jeder Porus tritt in Form eines im Allgemeinen cylindrischen, kurzen Canales auf, der senkrecht zum Fachinnern hinabführt (Taf. IV, Fig. 49 und 50, m). Er erscheint im Reifezustande des Sporangiums ziemlich glattwandig, so dass daraus auf die Vernichtung einer bestimmten, schärfer umschriebenen Gewebeportion in der Scheitelregion der Fachwand geschlossen werden muss. Bei Untersuchung solcher Sporangien, die der Reife nahe waren, zeigten sich folgende Erscheinungen. Zwischen je zwei benachbarten Scheidewänden bleibt eine meist ovale Stelle der Fachdecke von kleineren, dünnwandigeren Zellen gebildet (Taf. IV, Fig. 51, d). Dieselben sind in der Richtung parallel zu den Fachscheidewänden etwas gestreckt und, von oben gesehen, unregelmässig polygonal. Sie werden ringsum umgeben von ähnlichen dickwandigeren und grösseren Zellen, die über den Fachscheidewänden in der Richtung der letzteren gestreckt, über der Längswand des Sporangiums mehr isodiametrisch sind (Taf. IV, Fig. 51, w und w'). Die gestreckten, die Fachgrenzen von aussen andeutenden Zellen letzterer Art divergiren nach aussen und unten, allmählig in die regelmässigeren Wandzellen der Seitenwände des Sporangiums übergehend.

In vielen Fällen fand ich nun die erwähnte Gruppe dünnwandiger Zellen in der Mitte unter Bildung eines unregelmässigen, den Scheidewänden parallelen Längsspaltes auseinander gewichen (Taf. IV, Fig. 51, sp — der Deutlichkeit wegen ist der gebildete Zwischenraum schraffirt): dadurch wird gewiss die Bildung des Porus eingeleitet. Daraus aber, dass weiterhin einzelne Zellen der in Rede stehenden Scheitelregion sehr locker den übrigen anhingen und leicht abfielen, glaube ich schliessen zu dürfen, dass beim weiteren Reifen und Austrocknen eine allmählige Ausstossung der

[1]) Vgl. a. a. O. Seite 326 und Taf. XXII, Fig. 16 und 24.

dünnwandigen Zellen aus der Decke des Faches und in Folge dessen die Bildung des scharf umschriebenen Porus stattfindet. Hierauf deutet auch das Aussehen völlig reifer und überreifer Sporangien hin, bei denen man dem Rande des Porus stets noch einzelne nach innen vorstehende Zellen anhängen findet und wo unter Umständen auch die Zellen über der Längsscheidewand so in Mitleidenschaft gezogen werden, dass dieselben ganz verschwinden und so die gegenüberstehenden Fachöffnungen der beiden Längshälften stellenweise zu je einem Porus verschmelzen, der nur in grösserer Tiefe durch die kahle Längsscheidewand halbirt wird. Da die ganze Untersuchung sich aus bekannten Gründen auf getrocknetes Material beschränken musste, so wäre ein Irrthum allerdings leicht möglich, und es muss daher die Bestätigung oder Verwerfung der ausgesprochenen Vermuthung dem Glücklichen überlassen bleiben, dem einmal eine lebende, fructificirende Danaea in die Hände kommt.

Aus denselben Ursachen konnte natürlich auch die Sporangienentwickelung selbst nicht verfolgt werden. Die jüngsten Entwickelungsstufen, welche ich unter Anderen von Danaea simplicifolia sah (Taf. IV, Fig. 52), zeigten zwar die Sporangien noch nicht im Stadium der Sporenbildung, aber doch schon so weit vorgerückt, dass dieselbe in allernächster Zeit hätte beginnen können. Wenn es aber zulässig wäre, aus der Aehnlichkeit der Danaea-Sporangien in ihrem ganzen Bau mit denen von Marattia einen Schluss auf die Entwickelung derselben zu ziehen, so möchte ich sagen, dass ich mir denselben in den meisten Beziehungen als ähnlich verlaufend denken möchte, wie er von Marattia am angeführten Orte geschildert wurde.

Die erste Anlage des Sporangiums erfolgt auch bei Danaea wahrscheinlich zu einer Zeit, in welcher das fertile Blatt noch wenig entwickelt, vielleicht noch vollständig — wie bei Marattia — eingerollt ist. Die Fiederspreite wird wohl um diese Zeit in ihrer Dicke noch wenig ausgebildet sein und auch später, wie oben angeführt, unter dem Sporangium nur noch um ein Weniges darin zunehmen. Dagegen tritt in den zwischen den fructificirenden Nerven gelegenen Zonen der Blattunterseite später noch ein lebhaftes Wachsthum ein, welches in Folge

der dicht gestellten Sporangien und des dadurch sehr beschränkten Raumes, sowie in Folge der vorzugsweise eingehaltenen verticalen Wachsthumsrichtung zur Bildung der der Gattung eigenthümlichen Lamellen der Unterseite fertiler Blätter führt, die erst dann, wenn sie die Sporangienhöhe überschritten haben, sich in der beschriebenen Weise ausbreiten können. Denn dass „die unreifen Sori gänzlich unter Laminarmassen verdeckt sind, welche sich mit einem Längsspalt öffnen und auseinanderweichen, dann einschrumpfen und einen Saum um die Sori bilden", wie Reichenbach fil. [1]) die Sache auffasst, ist mir im höchsten Grade unwahrscheinlich, wenn Reichenbach, wie man wohl annehmen muss, unter diesen Ausdrücken endogene Anlage der Sporangien versteht. Es würde dann Danaea eine Sonderstellung unter den Farnen einnehmen, die berechtigte, diese Gattung zu einer eigenen Hauptgruppe zu erheben und solche mit Presl [2]) und Anderen als Danaeaceae von den übrigen Marattiaceen zu trennen. Selbst in den jüngsten Zuständen und gerade auch bei der von Reichenbach fil. angeführten Danaea simplicifolia, habe ich die Sporangien niemals am Scheitel durch geschlossene Laminarmassen verdeckt, sondern stets von solchen frei gefunden.

Dagegen kann ich Reichenbach's dort [3]) gemachte zweite Angabe bestätigen, dass besonders bei schmalfiederigen Formen der Gattung, und auch dann wieder vorzugsweise an der Basis und Spitze der Fiedern, einzelne Sporangien aus ganz natürlichen Gründen so verkürzt sind, dass bei geringer Aenderung in den Wachsthumsrichtungen die Fächer derselben kreisförmig sich anordnen und dann denjenigen von Kaulfussia äusserlich oft so ähnlich werden, dass nur das Fehlen der letzterer Gattung eigenen Mittelgrube sie unterscheidet.

Werfen wir zum Schluss noch einen Blick auf die stacheligen Sporen der Danaea elliptica, die ich in der Beziehung bis jetzt allein untersuchen konnte, so kommen auch hier, wie bei Marattia [4]),

[1]) Botan. Zeit. 1872, pag. 491.

[2]) Supplem. Tent. Pteridogr. pag. 33.

[3]) l. c. pag. 490.

[4]) l. c. pag. 328.

die zweierlei Sporen vor, die wir nach dem Vorgange Russow's [1]) als radiäre und bilaterale bezeichnen. Die letztere Form scheint mir in den vorliegenden Präparaten zu überwiegen.

5. Kaulfussia.

Hierzu Taf. II, Fig. 26, 27 und 28a—c.

Ueber die Sporangien der Gattung Kaulfussia kann ich im Allgemeinen nur wenige Mittheilungen machen, da mir blos ungenügendes, getrocknetes Material (Zollinger'sche Pflanzen von Java) zu Gebote stand und die im Leipziger botanischen Garten cultivirte Pflanze mit ihren noch einfachen, herz-pfeilförmigen Blättern zur Fructification noch zu jung ist.

Die einzelnen Sporangien sitzen den vielfach anastomosirenden Nerven, deren Areolen zuletzt oft frei endigende Nervenäste aufnehmen, an den verschiedensten Stellen, bald der Mitte eines stärkeren Zweiges, bald dem Vereinigungspunkte mehrerer schwächerer Aeste, auf (Taf. II, Fig. 27). Ihr stielartiger Theil ist gegenüber der eigentlichen Sporenkapsel von unbedeutenden Dimensionen, sowohl in Höhe als im Durchmesser (Taf. II, Fig. 28a), ja in vielen Fällen kann man sie direct als „sitzend" bezeichnen (Taf. II, Fig. 25). Das Sporangium selbst ist flach-kugelig und, wenn die Zeichnungen richtig angeben, bei gewissen Formen — oder Arten? — halbkugelig-becherfömig. In Betreff dieses letzteren Umstandes muss ich aus Mangel eigener Untersuchungen auf die von Hooker [2]), Bommer [3]) und De Vriese [4]) gegebenen Abbildungen und Beschreibungen verweisen. Namentlich benutzt De Vriese a. a. O. diese Formenunterschiede mit zur Aufstellung seiner vier Arten: Kaulfussia aesculifolia Bl., K. assamica Griff., K. Korthalsii De Vr.

[1]) Vergleichende Untersuchungen, a. a. O. Seite 88.

[2]) Genera Filicum, tab. 59 A, fig. 1—6 = Kaulfussia assamica Griff., fig. 7 et 8 = Kaulfussia aesculifolia Bl.

[3]) Bommer copirt einfach die Fig. 3 und einen Theil der Fig. 1 des unter 2 genannten Werkes in seiner Monogr. de la classe des Fougères, tab. I. fig. 7b et tab. VI, fig. 3 (Bull. de la Soc. roy. de Botan. de Belgique, V, no. 3). Die Abhandlung von Griffith in Asiat. research. XX. pag. 108, tab. 18, war mir nicht zugänglich.

[4]) Monogr. des Marattiacées, pag. 13, tab. 5.

und K. Lobbiana De Vr., während Hooker und Baker [1]) — vielleicht mit Recht — nur eine Art, Kaulfussia aesculifolia Bl., anerkennen. Da es sich dabei, abgesehen von der variabelen Zahl der Fächer, wesentlich um Höhe und Weite der mittleren Grube, sowie um die Dimensionen des Fachspaltes handelt, so ist es leicht möglich, dass diese Merkmale dergleichen Schwankungen zeigen, welche, in den Extremen betrachtet, zur Unterscheidung von Arten oder Unterarten dienen, aber eben so gut durch Mittelstufen eine allmählige Formenreihe aufweisen können.

Bei den mir vorliegenden Zollinger'schen Exemplaren ist das Sporangium flach-kugelig (Taf. II, Fig. 28a), mit etwa zum unteren Drittel hinunterreichender Mittelgrube von fast cylindrischer, erst oben trompetenartig erweiterter Form. Die stark gewölbte Aussenfläche ist nach oben durch einen nur schwach vorspringenden, im trockenen Zustande etwas kielartigen Rand von der Umgebung der Grubenmündung abgegrenzt, und von hier aus beginnen die radienartig nach innen und unten bis zum Beginn des cylindrischen Theiles der Mittelgrube verlaufenden Fachspalten (Taf. II, Fig. 28a und b), deren Zahl nach derjenigen der vorhandenen Fächer schwankt. Die letzteren sind radienartig etwa wie die Fruchtabtheilungen einer Orange angeordnet (Taf. II, Fig. 28c), im untersten Theile des Sporangiums durch eine centrale Gewebemasse parenchymatischer Zellen getrennt (Taf. II, Fig. 26 und 28a) und von aussen durch riefenartige, über den Fachwänden verlaufende Vertiefungen mit dazwischen liegenden bogigen Vorsprüngen der Kapselwand angedeutet (Taf. II, Fig 28b und c). Ausserdem erscheint die ganze Kapsel durch das ungleiche, blasenartige Hervortreten gewisser mit einer dunkelbraunen Inhaltsmasse angefüllter, nicht näher untersuchter Zellen schon im jugendlichen Zustande, noch mehr zur Zeit der Reife, uneben, namentlich bei getrockneten Exemplaren (Taf. II, Fig. 26).

Jugendliche Sporangien, deren Sporenmasse aber bereits so weit differencirt war, dass sie beim Schneiden herausfiel, zeigten die Mittelgrube erst sehr schwach entwickelt (Taf. II,

[1]) Synopsis Filicum pag. 444.

Fig. 26 — nur der halbe Verticalschnitt gezeichnet — zum Vergleich mit Fig. 28a), in manchen Fällen noch flacher, wie in der gegebenen Zeichnung. Wahrscheinlich ist dieselbe also anfänglich gar nicht vorhanden, so dass die junge Sporangienanlage als ein einheitlicher Zellenhöcker — wie bei Marattia, aber von kreisförmigem Umfange — erscheint, dessen peripherische Theile erst spät, wie das untersuchte Entwickelungsstadium zeigt, nach erfolgter Fachbildung, sich zu einem allmählig sich stärker ausbildenden Kraterwalle erheben. Die Wand der Sporenfächer war mit einer verschrumpften Gewebeschicht bedeckt (Taf. II, Fig. 26, n); sie selbst bestand aus nach den verschiedenen Stellen wechselnden sechs bis neun Zellenlagen und das Centrum des ganzen Sporangiums, von einem Fache bis zum gegenüberliegenden gemessen, aus einer Gewebemasse von 20—22 Zellenreihen in der Breite (Taf. II, Fig. 26, m). Sämmtliche Zellen, selbst die der äussersten, oberflächlichen Wandschichte, waren noch sehr dünnwandig, die Wände farblos, die Form der Zellen unregelmässig polyëdrisch, die des centralen Gewebes oft fast würfel- oder auch tafelförmig. In der Wand fanden sich zahlreiche, durch alle Schichten sich erstreckende, grössere, blasig aufgetriebene Zellen (Taf. II, Fig. 26, x) mit je einem fast das ganze Lumen erfüllenden, dunkelbraunen Inhaltsballen, der auch nach dem Erwärmen in Kalilösung unversehrt blieb. Aehnliche, aber meist kleinere Zellen, zeigte, wie oben bereits erwähnt, auch die äusserste Zellenlage der Wand, sowie in reichem Masse die an die collabirten Zellen angrenzende innerste Wandschichte. Die Fachscheidewände bestanden aus sehr langen und schmalen, zartwandigen, radiär gestreckten Zellen mit farbloser Membran. Die leiterförmig verdickten letzten Gefässe des kurz und dick zapfenförmigen, fast rechtwinkelig vom fertilen Nerven abbiegenden Stranges ragten unmittelbar zwischen die vorhin erwähnten zarten Zellen der centralen Gewebesäule des Sporangiums (Taf. II, Fig. 26, g).

Auch im reifen Sporangium sind die Membranen der die Kapselwand zusammensetzenden Zellen, gegenüber den gleichen der übrigen Marattiaceen, dünn zu nennen, so dass das ganze Gewebe mit Leichtigkeit zusammenschrumpft und bei den mir zu Gebote stehenden Sporangien nicht einmal bei län-

gerem Kochen in Kalilauge zum völligen Aufweichen zu bringen war. Dagegen ist dasjenige der Scheidewände von grösserer Festigkeit, da die Wände der vorhin bezeichneten schmalen, radial gestreckten Zellen sich bedeutender verdicken, gelb färben und im Verhältniss zu ihrer Länge sich sehr verbreitern [1]), im tangentialen Durchmesser dabei aber so schmal bleiben, dass trotz ihrer zwei- bis dreifachen Lage neben einander und der dazu kommenden, das ganze Fach auskleidenden, freilich zusammenfallenden Zellen, die Scheidewände im Allgemeinen nur dünn sind (Taf. II, Fig. 28, c).

Ferner verdicken sich auch die Zellwände des centralen, unter der Mittelgrube liegenden Gewebes nur wenig, so dass durch Zusammenfallen beim Eintrocknen nach der Reife diese Grube noch weiter vertieft wird.

In Bezug auf die Bildung der Fachspalten liess das vorhandene Material nur wenige Schlüsse zu, da die Sporangien entweder zu jung, im anderen Falle aber überreif waren. Indessen zeigten die Spaltenränder im letzteren Entwickelungsstadium Erscheinungen, die darauf schliessen lassen, dass das Oeffnen in Folge der Nichtverdickung der Membranen begrenzter Stellen der Wand, Auseinanderreissen derselben beim Austrocknen des Sporangiums und wahrscheinlich auch Abstossung eines Theiles der Zellen, wie bei Danaea, stattfindet.

Die Sporen, deren Exosporium mit feinen Stachelwarzen von der Länge der Sporenmembrandicke dicht bedeckt ist, sind in demselben Sporangium sowohl radiär, als auch bilateral, bald die eine, bald die andere Form vorherrschend. Auch bei De Vriese [2]) finden wir bei Kaulfussia aesculifolia Bl. „Semina subglobosa", von K. assamica Griff. „Sporulae rotundatae .... vel subreniformes", angegeben, während er seine K. Lobbiana als mit „sporulis reniformibus" vorkommend beschreibt. Die von Hooker [3]) gegebene Sporenzeichnung der Kaulfussia assamica ist gänzlich falsch und werthlos, wie viele der in jenem Werke vorhandenen derartigen Figuren.

---

[1]) Der Breitendurchmesser verhält sich zu dem der Länge wie 1 : 2 bis 1 : 3.

[2]) l. c. pag. 13, 14.

[3]) l. c. fig. 6.

6. Angiopteris.[1])

Hierzu Tafel I und II, Fig. 20—25.

Die von Hoffmann [2]) aufgestellte Gattung Angiopteris, das alte Polypodium evectum Forster's als einzigen, aber sehr variabelen Repräsentanten enthaltend, ist auf den ersten Blick dadurch von sämmtlichen übrigen Gattungen der Marattiaceen verschieden, dass die Sporangien nicht vielfächerig sind, sondern dass sie in sehr verschiedener Anzahl als einfächerige Kapseln in einem zweireihigen Sorus in der Nähe des Nervenendes beisammen sitzen, jedes Sporangium stiellos, von keulig-birnförmiger Gestalt, oft, aber nicht immer, mit etwas eingesenktem Scheitel und auf der der Nachbarreihe zugekehrten Seite mit verticalem, weit klaffenden Spalt sich öffnend (Taf. II, Fig. 25). Gerade diese Einzelstellung den anderen Marattiaceen gegenüber, mit denen sonst die Gattung — besonders mit Marattia — in jeder Hinsicht so sehr übereinstimmt, war wohl die hauptsächlichste Veranlassung zu den bereits früher [3]) erörterten Anschauungen über das Wesen der sporenerzeugenden Organe der übrigen Marattiaceen.

Ob nun die Entwickelung der Angiopteris-Sporangien eine wesentlich andere ist, wie bei Marattia, oder ob beide Gattungen nur in unwesentlichen Punkten von einander abweichen, sollen die nachfolgenden Untersuchungen zeigen.

Bereits in meiner ersten Abhandlung [4]) habe ich eine Notiz über die Zeit des ersten Auftretens und auf der 45. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Leipzig im Jahre 1872 der botanischen Section [5]) einen kurzen Abriss der ersten Entwickelungsstadien des Sporangiums von Angiopteris gegeben, der hier durch darauf bezügliche Abbildungen und Mittheilung des weiteren Entwickelungsganges ergänzt werden soll.

[1]) Vgl. den kurzen, auf die Sporangien bezüglichen Abschnitt in De Vriese et Harting, Monogr. d. Marattiacées, pag. 55.

[2]) Comm. goetting. XII (1793). pag. 29.

[3]) l. c. pag. 316.

[4]) l. c. pag. 319.

[5]) Tageblatt der 45. Versamml. etc. p. 147. Botan. Zeitung 1872, pag. 768.

Während bei Marattia die erste Anlage der Sporangien in eine Zeit fällt, wo das fertile Blatt noch vollständig eingerollt zwischen seinen Nebenblättern, den sogenannten Stammschuppen steckt, wo natürlich auch die Fiederchen desselben noch dicht zusammengelegt und erst sehr wenig ausgebildet sind: tritt bei Angiopteris die Sporangienentwickelung viel später ein. Das Blatt hat bereits eine ansehnliche Grösse erreicht, seine Spreite ist zum grössten Theile aufgerollt, sein Stiel fast völlig ausgebildet; die Fiedern sind gleichfalls stark entwickelt, und die Fiederchen ausgebreitet und zu einer Breite bis 0,5 Centimeter und darüber herangewachsen.

Kurz vor dem Sichtbarwerden der Sporangienanlagen beginnt in der Umgebung der zur Hervorbringung derselben bestimmten Blattstelle eine lebhafte Entwickelung von Spreuschuppen. Diese sind ähnlich gebaut, wie bei Marattia [1]), nur schlanker, bei weniger Breite länger und meistens in lange, haarförmige Spitzen ausgezogen. Da sie dicht neben einander stehen und bei ihrer Masse eine silberweisse bis hell rosenrothe Färbung zeigen, so verrathen sie leicht den eigentlichen Heerd der Sporangienbildung.

Verticalquer- und Längsschnitte durch solche Stellen zeigen nun, dass das Gewebe über der fructificirenden Stelle der Nerven weniger hoch entwickelt ist, wie das Blattparenchym der nächsten Umgebung (Taf. I, Fig. 1 und 2), dass sich also Angiopteris in dieser Beziehung Marattia gegenüber [2]) gerade entgegengesetzt verhält. Es wird dadurch eine flache, muldenartige Vertiefung von ovalem bis langgestrecktem Umriss gebildet, deren Tiefe übrigens, wie auch Länge und Breite, bei den einzelnen Formen der Art wechselt [3]), deren Rand aber von den bereits erwähnten Spreuschuppen besetzt ist, die sich schützend über die Grube legen.

Der Boden der letzteren wird anfänglich von den gewöhnlichen Zellen der Blattepidermis gebildet. Bald aber beginnen diese sich in verticaler Richtung zu strecken (Taf. I, Fig. 1, 2

[1]) l. c. pag. 317, tab. XXII, fig. 38—40.

[2]) Vgl. a. a. O. Taf. XX, Fig. 1 und Seite 319.

[3]) Man vergleiche in dieser Beziehung auf Tafel I die Fig. 3 mit den Fig. 1 und 5.

und 3; r), so dass dadurch die Tiefe der Grube verringert, gleichzeitig aber auch der erste Anstoss zur Sorusentwickelung gegeben wird. Dabei ist anfänglich die Streckung in der Mitte der Grube bedeutender, wie an deren Rändern (Taf. I, Fig. 1 und 2), in Folge dessen ihr Boden mehr verflacht wird. Die verschiedenartigen Verdickungen der Elemente des Fibrovasalbündels sind um diese Zeit meistens erst so schwach angedeutet, dass sie nur im Längsschnitt durch den Gefässstrang wahrgenommen werden.

Wie bei der Gattung Marattia [1]), so ist es auch bei Angiopteris nur die Epidermis, welche den Ausgangspunkt für die Anlage des ganzen Sorus bildet. Die früher ausgesprochene Vermuthung [2]), als ob durch den Ort des ersten Auftretens der Sporangien zwischen Marattia und Angiopteris ein Unterschied begründet werden könne, fällt somit nach diesem und dem vorhin Gesagten fort.

Nach sehr kurzer Zeit haben die sich vertical streckenden Epidermiszellen der Sorusanlage in deren Mitte eine ziemliche Höhe erreicht, während sie nach den Rändern zu noch mehr den gewöhnlichen Oberhautzellen nahe kommen (Taf. I, Fig. 1 und 2). Die Streckung geht aber bald weiter und zur Zeit, in welcher die mittleren, längsten Zellen bereits durch horizontale Wände kleinere Zellen nach unten abzugliedern beginnen, nehmen auch die mehr dem Rande zu gelegenen Zellen der Epidermis einen regeren Antheil am Aufbau des Sorus, so dass nun in kurzer Zeit eine allseitige Erhöhung desselben über das ursprüngliche Niveau der grubigen Vertiefung bemerkbar wird: es ist ein Gewebepolster von lang-ovalem Umriss entstanden, das zwar von dem umgebenden Blattparenchym mit seiner Epidermis noch um etwas überragt, aber von demselben durch eine ringsum laufende Furche getrennt wird (Taf. I, Fig. 3, r). Von jetzt ab treten die folgenden Entwickelungsstadien rasch nach einander ein. Unter fortwährender Verticalstreckung seiner oberflächlich gelegenen Zellen und Abgliederung unterer (innerer) Zellen durch horizontale Wände, Theilung der Oberhautzellen durch über's Kreuz gestellte senkrechte Wände und Vermehrung der abgeschnittenen inneren Zellen in ähnlicher, zuerst noch regelmässiger, später aber nicht ganz geregelter Weise,

[1]) Siehe oben, Seite 3.

[2]) l. c. pag. 320.

tritt das Gewebepolster bald als solches in gleiche Höhe mit der benachbarten Blattfläche und endlich als ein flacher Hügel mit ringsum sanfter Abdachung über dieselbe hervor (Taf. I, Fig. 4, r). Nur bei einzelnen Formen bleibt diese Anlage auch während der nächstfolgenden Vorgänge noch unterhalb des Niveaus der Blattunterseite (Taf. I, Fig. 5); später tritt sie jedoch in jedem Falle über dieselbe empor.

Dieses Plateau ist das Receptaculum, auf dem sich jetzt erst die einzelnen Sporangien als eben so viele gesonderte Höcker erheben. Es wird von den bereits oben erwähnten Spreuschuppen umrahmt und von oben her auch während der nächsten Entwickelungsvorgänge bedeckt (Taf. I, Fig. 6; p, p).

Wir sehen also, dass schon das Receptaculum von Angiopteris ein reines Produkt der Epidermis ist und dass tiefer liegende Blattparenchymzellen keine, auch noch so unwesentliche Rolle bei der Bildung desselben übernehmen. Der Inhalt seiner Zellen ist ein dichtes, meist stark lichtbrechendes Plasma mit je einem scharf umschriebenen Kern in jeder Zelle. Chlorophyll tritt erst in den benachbarten Parenchymzellen des Blattes auf, so dass auf Querschnitten durch die Fiederchen die Sorusanlagen sammt Gefässbündel und dem zwischen beiden gelegenen Gewebe auch für das unbewaffnete Auge als heller Fleck hervortreten (Taf. I, Fig. 5).

Sehen wir uns nun die Entwickelung der eigentlichen, bei den einzelnen Formen von Angiopteris in der Zahl sehr wechselnden Sporenbehälter näher an, so gilt für deren erste Anlage Folgendes. Auf dem so eben beschriebenen Receptaculum erheben sich an den beiden Längsseiten desselben, also in der Richtung des fructificirenden Nerven, zwei Reihen von mehr oder minder zahlreichen Höckern, während an seinen Enden deren Bildung unterbleibt, oder je ein Höcker angelegt wird, entsprechend dem gleichen Stellungsverhältniss der Sporangien in dem ausgebildeten Sorus. Diese Höcker entstehen dadurch, dass an so viel Stellen, als Sporangien gebildet werden sollen, wiederum je eine kleine Gruppe von Epidermiszellen sich in verticaler Richtung über das Niveau derselben streckt, in der Mitte der betreffenden Stelle stärker, als an dem kreisförmigen Rande (Taf. I, Fig. 5 und 6 im Verticalquerschnitt, Fig. 7 und 8 im Verticallängs-

schnitt). Zuerst ganz flach, treten diese Gruppen bald halbkugelig hervor, je aus wenigen hohen, schwach fächerförmig strahlenden Zellen, den gestreckten Oberhautzellen des Receptaculums, gebildet, von dessen tiefer liegenden Zellen auch jetzt nicht eine einzige sich beim Aufbau der Sporangien betheiligt.

Von oben oder in verschiedenen Schnittrichtungen gesehen erscheint zu dieser Zeit und auch noch etwas später der Rand des Receptaculums mit kleinen Höckern besetzt, von denen diejenigen der beiden Längsseiten entweder einander gegenüberstehen oder alterniren. Zwischen ihnen läuft eine schmale, seichte Furche in der ursprünglichen Höhe der Receptaculumoberfläche (Taf. I, Fig. 5 und 6 im Verticalquerschnitt, Fig. 9 im Verticallängsschnitt), die bald offen zwischen den jedesmaligen Endsporangien endigt, bald durch ein einziges Sporangium jederseits versperrt wird, je nachdem die vorhin gesetzten Fälle eintreten. In dieser Mittelfurche erheben sich dann sehr bald einzelne Epidermiszellen als Papillen und wachsen zu langen, einfachen oder verzweigten Haaren aus, die von innen her die jugendlichen Sporangien bedecken, im Allgemeinen jedoch nicht sehr zahlreich gebildet werden (Taf. I, Fig. 10, p).

Presl hat jedenfalls solche jugendliche Zustände vor Augen gehabt, denn er sagt [1]): „Sporangia in prima juventute lateraliter connata synangium lineare aut lineari-ellipticum crenatum (tot crenae quot sporangia) efficiunt, demum libera et tantum basi affixa sunt...". Und auch De Vriese giebt [2]) von Angiopteris an: „Sporangia in paucis, quae vidimus speciminibus, conjuncta et vel communi membrana obtecta vel quasi velata sunt, ita ut synangium efficiant lineare, aut lineari-ellipticum, crenatum, tot crenis quot sporangia sunt notatum; demum vero libera sunt...". Was letzterer Autor aber unter der gemeinsamen Membran versteht, welche die Sporangien bedecken soll, wenn nicht die die Sporangienanlage überdeckenden Spreuschuppen, ist mir nicht klar.

Während die beiden sporangientragenden Längshälften des Receptaculums im Gesammten sich noch etwas erheben, so dass auch später bei Verticalquerschnitten, die nur ein Sporangium (Taf. II, Fig. 20 und 21) oder gar keines (Taf. I, Fig. 14) trafen, eine Furche noch sichtbar bleibt, strecken und theilen sich die

[1]) Supplem. Tent. Pteridogr. pag. 19.

[2]) Monogr. d. Marattiacées, pag. 16.

die jugendlichen Sporangien bildenden Zellen ganz in derselben Weise, wie die Zellen der beiden Hälften des jugendlichen Marattia-Sporangiums [1]): durch radiale, über's Kreuz gestellte Wände wird die Anzahl der äusseren, zur späteren Wand werdenden Zellen in der Richtung der Oberfläche vermehrt; tangentiale Theilungen führen zur Bildung des Gewebes der inneren Wandschichten und des zu den Sporenmutterzellen werdenden Centralgewebes (Taf. I, Fig. 7—11; Taf. II, Fig. 20 und 21).

Dabei wird das junge Sporangium allmählig eiförmig (Taf. I, Fig. 10, 11 und 20) und dann birnförmig-keulig (Taf. II, Fig. 21—23), indem in seiner unteren Region die Zelltheilungen nach allen Richtungen weniger häufig erfolgen, so dass dieselbe bald mit geringerem Durchmesser dem oberen, grössten Sporangientheile als stielartiges Gebilde gegenübertritt (Taf. II, Fig. 22 und 23). In Folge der mächtigeren Entwickelung des die Sporen erzeugenden Theiles treten auch die Sporangienreihen nach innen, die Furche schliessend, bald dicht zusammen (Taf. II, Fig. 22), und ein Gleiches erfolgt in den einzelnen Reihen. Es bleibt daher von da ab die der Receptaculumfurche zugewendete Innenseite (Bauchseite) jedes Sporangiums ziemlich vertical, während die Aussenseite (Rückenseite) sich stark wölbt, die Seiten rechts und links manchmal, aber nicht immer, abgeflacht werden (Taf. II, Fig. 22). Da aber bis zu einer noch späteren Zeit auch das Receptaculumgewebe in seiner mittleren Region (der Furche) durch Theilungen noch weitere, wenn auch keine beträchtliche Vermehrung erfährt und höher wird (Taf. II, Fig. 21 und 22 im Vergleich zu den voraufgehenden Figuren), so wird dadurch jede Sporangienreihe etwas schief nach aussen gedrückt und mithin Platz für weitere Entwickelung nach innen geschaffen.

Eine Differenzirung des centralen Gewebes im Sporangium tritt auch bei Angiopteris, wie bei Marattia [2]), in sofern hervor, als nicht das ganze durch Tangentialwände von der äussersten Wandschichte abgeschiedene Gewebe kleinerer Zellen zur Sporenbildung verwendet wird. Es hört vielmehr eine wandständige Gewebemasse von drei bis vier Zellenlagen früher mit der Theilung ihrer einzelnen Zellen, die aber dafür sich überall stark tangential strecken (Taf. II, Fig. 22 und

[1]) l. c. pag. 321.

[2]) l. c. pag. 326.

23), auf, als das innere Zellgewebe, so dass dieselbe eine innere Wandschichte bildet, deren Zellen nach innen zu stets dünnwandiger werden und deren innerste eine oder zwei Lagen ebenso ihren Inhalt verlieren und schrumpfen, wie dies bei Marattia der Fall ist (Taf. II, Fig. 22 und 23). Daher liegt denn auch schon früh der Zellenballen, welcher das Sporenmutterzellgewebe bildet, locker und frei im Innern des Hohlraumes des noch lange nicht reifen Sporangiums. [1])

Dieser Mutterzellencomplex der späteren Sporen ist, wie aus dem Gesagten deutlich hervorgeht, und wie bei Marattia, nicht das Theilungsprodukt einer einzigen sogenannten Centralzelle [2]), sondern auch hier das gesammte innere, durch tangentiale Wände von den ursprünglichen Oberhautzellen abgeschiedene, durch ganz unregelmässige Theilungen vermehrte Zellgewebe mit alleiniger Ausnahme der drei bis vier äussersten, eben besprochenen Innenschichten der Sporangienwand.

Die Vorgänge in diesem Sporenmuttergewebe, welche zur endlichen Bildung der Sporen führen, sind dieselben wie bei Marattia. [3]) Auch hier werden allmählig die zarten Wände der unregelmässig polyëdrischen Zellen (Taf. I, Fig. 15) gallertartig gelockert [4]), noch während der letzten Theilungen der Mutterzellen in zuerst nur je zwei (Taf. I, Fig. 15), dann zum letzten Male je vier Zellen, welch letztere die Sporen liefern. Das Verschwinden des Zellkernes und das Auftreten neuer Kerne in der Anzahl der zu bildenden Tochterzellen findet genau so statt, wie bei Marattia. [5]) Auch die zweierlei Formen, bilaterale (Taf. I, Fig. 16, a und c) und radiäre (Taf. I, Fig. 16, b), der im Reifezustande mit sehr feinen, knötchenartigen Cuticularverdickungen versehenen Sporen kommen bei den Gartenexemplaren der Angiopteris evecta vor; es überwiegen aber die radiären in bedeutender Menge, und bei wildgewachsenen Exem-

[1]) l. c. pag. 327.
[2]) Vgl. oben pag. 2.
[3]) l. c. pag. 327.
[4]) l. c. pag. 332.
[5]) l. c. pag. 328, tab. XX, fig. 8.

plaren von den Samoa-Inseln, die darauf untersucht wurden, konnte ich keine bilateralen Sporen auffinden.

Wenn Hooker [1]) die Sporen „Sporulae globosae, laeves, obscure reticulatae" nennt und dazu die passende Abbildung giebt, so gehört dies unter das Heer der Ungenauigkeiten des genannten Werkes. Auch De Vriese's Angaben [2]): „Sporula sunt complanato-sphaerica vel hemisphaerica, in superficie areolata, e cellulis pluribus composita (?)" sind ungenau und — was die letztere, ihm selber fragliche Ansicht betrifft — zum Theil fabelhaft. Selbst Harting [3]) bildet in der betreffenden Monographie die Sporen von Angiopteris noch theilweise eingeschrumpft, mit einer in Folge dessen vorhandenen Vertiefung und möglicher Weise darin adhärirender Luft ab. Hie und da findet man freilich Sporen, die auf den ersten Anblick mit grossmaschigen Netzleisten versehen zu sein scheinen. Allein letztere werden sich stets als Falten und solche Sporen überhaupt als ganz oder fast inhaltslose, zu Grunde gegangene, erweisen.

Abnorme Sporenformen, wie diese in gleicher Weise bei Marattia auftreten [4]), sind auch bei Angiopteris gerade keine Seltenheit. Durch unvollständig erfolgte Theilung entstanden [5]), sind sie bald breiter bald schmäler mit einander zu Doppelsporen verbunden, deren Leisten eine Reihe von Modificationen zeigen, wie sie in den Figuren 16 f—k auf Tafel I gezeichnet sind. [6]) Selbst bei einfachen bilateralen Sporen kommt es vor, dass das eine Ende der Exosporiumleiste kurz gegabelt ist (Taf. I, Fig. 16, d).

Betrachten wir endlich die Veränderungen, welche während und nach Differenzirung der Sporen mit der weiteren Ausbildung der Sporangiumwand erfolgen, so sind diese zwar im Allgemeinen dieselben,

---

[1]) Gen. Fil. tab. X. fig. 8.

[2]) Monogr. d. Maratt. p. 16.

[3]) l. c. tab. VIII, fig. 23.

[4]) l. c. pag. 332, tab. XX, fig. 13 et 14.

[5]) Bekanntlich kommen dergleichen Fälle auch bei den Pollenzellen von Monocotyledonen häufig vor. Bei der oft untersuchten Scilla sibirica fand ich sogar solche Pollenkörner, welche die vier Tochterzellen noch kreuzförmig, oft in sehr regelmässiger Weise, zusammenhängend als völlig ausgebildete, einfache Zelle in überreifer Anthere zeigten, neben dreilappigen, besonders aber in allen Formen zweilappigen, abnorm grossen Pollenzellen.

[6]) Siehe die Tafelerklärung.

wie bei Marattia [1]), doch bieten sich auch ein paar bemerkenswerthe Modificationen dar, die indessen nur die äusserste Wandschicht betreffen, während die innere sich, wie bereits oben ausgeführt, der entsprechenden von Marattia ähnlich verhält.

Wie bei Marattia, so erhalten auch bei Angiopteris die Zellen der äussersten Wandschicht zuletzt, von der Fläche gesehen, polygonale Form (Taf. I, Fig. 17 und 18); im Längsschnitt zeigen sie sich höher oder niedriger vierseitig (Taf. II, Fig. 22 und 23) und ihre Aussenwand etwas stärker verdickt, als die Seitenwände und besonders die Innenwand.

Während aber anfänglich sämmtliche Zellen der erwähnten Schicht von nahezu gleicher Gestalt und gleichen Dimensionen sind, macht sich gar bald, schon in ziemlich früher Jugend, ein Unterschied darin geltend, dass in einer kleinen Gruppe, die genau oder fast genau den Scheitel des Sporangiums einnimmt, die Zellen mehr isodiametrisch bleiben (Taf. I, Fig, 17, r), während sie von hier aus allmählig sich in der Richtung der Sporangium-Längsachse strecken, um so bedeutender, je weiter sie sich vom Scheitel entfernen (Taf. I, Fig. 17; w, n). Auch sonst machen sich Unterschiede zwischen diesen beiden Zellenformen geltend. Während die gestreckten, den Rücken, Bauch und die Seiten der Sporangiumwand bildenden Zellen nur langsam ihre Wände verdicken und färben, findet dieser Prozess, je näher dem Scheitel, um so energischer statt, so dass die kleine Zellengruppe am Scheitel bald gegenüber den anderen Wandzellen sehr dickwandig und dunkler gelbbraun gefärbt erscheint (Taf. I, Fig. 17 und Taf. II, Fig. 22; r). Vorläufig ist freilich der Uebergang noch ein allmähliger. Aber da die gestreckten Wandzellen die Verdickung ihrer Membranen früher einstellen, während die am Scheitel gelegenen isodiametrischen damit noch fortfahren, so wird der Unterschied rasch auffallender (Taf. I, Fig. 18 und 19; Taf. II, Fig. 23 und 24; r). Nach der Bauchseite zu sind die dickwandigen Zellen des Sporangiumscheitels dabei meist scharf gegen die übrigen abgesetzt (Taf. II, Fig. 18), während sie den Rücken hinab allmählig, jedoch noch deutlich erkennbar, verlaufen. In ihrer Grösse sind sie nicht immer ganz

[1]) l. c. pag. 336.

gleich. Manchmal treten selbst einige grössere Zellen etwas kuppelförmig über die Nachbarn hervor (Taf. II, Fig. 24); in der Regel aber sind später die centralen Zellen der in Rede stehenden Gruppe die niedrigeren und schmäleren, die peripherischen die höheren und grösseren, und der ganze Scheitel erscheint dadurch in seiner Mitte etwas eingesenkt (Taf. II, Fig. 23).

Wem fiele nicht bei Betrachtung dieser Differenzen die Aehnlichkeit auf, die diese Zellgruppe in Lage, Ausdehnung und, wie wir gleich sehen werden, Bedeutung für das Aufreissen des Sporangiums mit dem halbseitigen Ringe der Osmundaceen, unter denen Todea barbara der Angiopteris evecta in dieser Beziehung sehr nahe kommt, auf? Wollen wir die betreffende Region des Sporangiums als die letzte Andeutung eines rudimentären Ringes oder analogen Gebildes bei Angiopteris auffassen, so steht auch dadurch diese Gattung den echten Farnen viel näher, als die übrigen Marattiaceen.[1])

Die auf der Bauchseite des Sporangiums und zwischen dieser und dem Scheitel liegenden Wandzellen sind, wie schon angedeutet, stärker gestreckt und weniger stark verdickt. Indessen auch hier zeichnet sich eine aus zwei bis drei Zellenreihen bestehende Zone, die genau von der Mitte des Scheitels nach vorne und senkrecht auf der Mittellinie der Bauchseite nach unten läuft, vor den übrigen aus. In dieser Zone sind die Zellen bedeutender vertical gestreckt und es bleiben dieselben zartwandig (Taf. I. Fig. 18, n), scharf durch diese Merkmale den rechts und links anstossenden Wandzellen (Taf. I, Fig. 18, w) gegenüber tre-

[1]) Lange nach Schluss dieser Untersuchungen erschien die Arbeit Strasburger's „Ueber Scolecopteris elegans Zenk., einen fossilen Farn aus der Gruppe der Marattiaceen." (Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft VIII. pag. 81, tab. II und III.), in welcher derselbe die hier in Rede stehende Zellengruppe ebenfalls als „eine Art Ring" erwähnt und richtig abbildet (l. c. tab. III, fig. 15—18). In der Tafelerklärung der genannten Abhandlung hat sich leider in Bezug auf die gleichzeitig gegebenen Figuren 20—24, Marattia-Sporangien darstellend, insofern ein Fehler eingeschlichen, als dieselben nicht der Marattia Kaulfussii J. Sm., wie irrthümlich angegeben, sondern vielmehr der Marattia alata Sm. angehören. Beide Arten werden allerdings in den botanischen Gärten fast regelmässig mit einander verwechselt, da sie in der Blattform ähnlich sind; doch lässt sich ja M. Kaulfussii durch die langgestielten Sporangien jederzeit sicher von M. alata, deren Blätter auch viel zierlicher sind, unterscheiden.

tend. Meistens auch in einer seichten Verticalfurche liegend, die mit der Scheiteleinsenkung in Verbindung steht, sind es diese Zellen, die beim Oeffnen des reifen Sporangiums erst schwach, dann stärker bis zum weit klaffenden Spalt auseinander gerissen werden. Auch bei den Osmundaceen wird eine ähnliche Zellenzone vom Scheitel aus an der Bauchseite hinab beobachtet, und ebenso sind, beiläufig noch gesagt, gewisse Entwickelungszustände des halbreifen Sporangiums von Todea barbara solchen in den Figuren 22 und 23 auf Tafel II dargestellten von Angiopteris evecta nicht sehr unähnlich.

Ist endlich das Sporangium fast völlig zur Reife gelangt, liegen die Sporen frei im Fache, sind die Wandzellen der inneren Schicht gebräunt und geschrumpft, und beginnen auch die der äusseren Lage tief braune Färbung anzunehmen, dann tritt in dem gesammten Receptaculum eines Sorus ein schon etwas früher eingeleiteter Verdickungsprozess sämmtlicher Zellenwände mit grosser Energie auf. Es schafft derselbe einen ähnlichen Zellencomplex, wie er bei Marattia unterhalb der Furche des Sporangiums in der dort liegenden Längsscheidewand der Fachreihen sich findet [1]); nur fehlen den Zellen die bei Marattia vorhandenen Tüpfelcanäle. In der Mitte des Receptaculums am dicksten, aber schwächer gefärbt, nehmen die Wände bis nahe unter die Sporenräume jederseits und bis zum Niveau der Blattunterseite [2]) an Stärke ab, in der dunkel braunen Färbung in letzter Richtung zu. Immer aber setzen sie sich scharf gegen das Blattgewebe, wie gegen das die Sporenräume nach unten schliessende dünnwandige Gewebe des stielartigen Sporangientheiles ab, so dass eine leichte Trennung sowohl der Sporangien vom Receptaculum, als auch des letzteren vom Blatte erfolgen kann.

7. Resultat der gesammten Untersuchungen über das Marattiaceen-Sporangium.

1. Die Sporangien der Marattiaceen sind entweder einfächerig und dann zu vielen in einem Sorus beisammenstehend (Angiopteris);

[1]) l. c. pag. 334, tab. XXII, fig. 23, x.

[2]) Wie bei Marattia, l. c. pag. 337.

oder sie sind mehrfächerige, mehr oder weniger gestielte Sporenbehälter, die in normalen Fällen einzeln bald freien Nerven (Marattia und Danaea), bald den Nervenanastomosen (Kaulfussia) aufsitzen.

2. Bei Angiopteris wie bei Marattia, höchst wahrscheinlich aber auch bei den anderen beiden Gattungen, gehen die Sporangien aus einer Gruppe von mehreren oder zahlreichen Epidermiszellen ohne Mitwirkung des darunter liegenden Blattparenchyms hervor; sie sind Trichome.

3. Bei Angiopteris beginnt die Sporangienanlage erst sehr spät, wenn das Blatt schon fast vollständig aufgerollt ist; bei Marattia und wohl auch bei Danaea (bei Kaulfussia?) erfolgt sie bereits am noch wenig entwickelten, völlig eingerollt zwischen seinen schuppigen Nebenblättern steckenden Blatte.

4. Die Stelle über dem fertilen Nerven, wo die Sporangienentwickelung erfolgen soll, wird meistens schon durch das Auftreten zahlreicher Spreuschuppen und Spreuhaare am Umfange des Sporangien-Muttergewebes gekennzeichnet. Diese Spreuschuppen dienen den jugendlichen Sporangien als Schutzmittel, sind aber nicht, wie oft geschieht, als Indusium im Sinne der übrigen Farne aufzufassen.

5. Bei Marattia ist das parenchymatische Gewebe des Blattes in der Umgebung des fertilen Nerven stärker entwickelt, als das zwischen den Nerven liegende, während bei Angiopteris umgekehrt die Sporangien bildende Stelle im übrigen Blattparenchym als mehr oder minder tiefe Grube erscheint, die erst später durch Streckung und mehrmalige Theilung der in ihr liegenden Epidermiszellen ausgefüllt wird. Bei Danaea findet nachträglich eine mächtige Wucherung des um die Sporangien befindlichen Gewebes der Blattunterseite statt, die zur Bildung tiefer, durch eisenbahnschienenartige Lamellen getrennter, paralleler Gruben führt, deren jede ein Sporangium umschliesst.

6. Die erste Andeutung zur beginnenden Sporangienentwickelung giebt die Verticalstreckung der betreffenden Oberhautzellen, so dass diese sich sofort scharf von ihrer Umgebung abheben.

7. Durch fortwährende Theilungen übers Kreuz senkrecht zur Blattfläche, sowie durch tangential auftretende Zellwände wird einerseits der sich neu bildende Gewebekörper vergrössert, andererseits schon früh eine äussere Zellenschicht von einem centralen, sich dann unregelmässig theilenden Gewebe unterscheidbar.

8. Bei Angiopteris wird der junge Gewebekörper zum allmählig sich über die Blattoberfläche erhebenden Receptaculum, auf dem erst später in analoger Weise aus oberflächlich gelegenen Zellen die einzelnen Sporangien frei und unabhängig von einander angelegt werden, während bei Marattia (und wohl auch bei Danaea und Kaulfussia) schon die ersten Theilungen zur unmittelbaren Sporangiumanlage führen.

9. Die jungen Marattia-Sporangien sind anfänglich ungetheilt und überhaupt ungegliedert. Erst nach einer Reihe von Theilungen findet, je nach den Arten früher oder später, die Anlage der anfänglich vollständig getrennten, erst nachträglich sich vereinigenden, bei der Reife klappenartig wieder sich lösenden Längshälften und etwas später die Differenzirung des Stieles der Sporangien statt.

10. Das Sporangium von Angiopteris bleibt stiellos. Bei den anderen beiden Gattungen müssen künftige Untersuchungen die Reihenfolge der Differenzirungen ergeben, die in Betreff des stielartigen Sporangientheiles von Kaulfussia und des leistenförmigen der Danaeen wohl denen von Marattia ähnlich verlaufen möchten.

11. Der Differenzirung des Sporangiumgewebes in Wand und Sporen bildende Zellen geht bei Marattia (Danaea und Kaulfussia) die Anlage von Fachwänden vorauf, die aus meistens nur 2—3 Schichten radial (Marattia, Kaulfussia) oder vertical (Danaea) gestreckter, später sich mehr oder minder stark verdickenden, oft mit Tüpfelcanälen (Marattia) versehenen Zellen gebildet werden. Zu diesen kommt noch bei Marattia in der unteren Hälfte unterhalb der Furche, bei Danaea in der ganzen Höhe des Sporangiums die Bildung einer aus ähnlichen Zellen bestehenden, die Fachreihen trennenden Längswand, welche bei Kaulfussia durch eine cylindrische, weniger derbe, central unter der Mittelgrube liegende Gewebemasse zwischen dem unteren Theile der radiär gestellten Sporenfächer vertreten wird.

12. Die Sporangienwand differenzirt sich in eine äussere Schicht derberer, namentlich Aussenwand und Seitenwände stärker verdickende und braun färbende Zellen und eine aus wenigen Lagen bestehende innere Wandschicht, deren Zellen dünnwandig bleiben, sich mehr oder weniger stark tangential strecken und später zum grössten Theile, was die inneren Lagen betrifft, zu Grunde gehen oder verschrumpfen. Diese innere Wandschicht setzt sich bei Marattia, Danaea und Kaulfussia gleichmässig über die Fachwände und

die Längswand fort, so dass sie überhaupt, wie bei Angiopteris, das ganze Sporenfach auskleidet. Die äusserste Wandschicht besteht meistens aus gleichmässig geformten und verdickten Zellen. Nur bei Angiopteris bildet sich auf dem Scheitel eine nach der Bauchseite zu scharf abgegrenzte, auf dem Rücken mehr allmählig verlaufende Gruppe dickwandigerer Zellen mit dunkler gefärbten Wänden — ein rudimentärer Ring — aus.

13. Als Sporen-Mutterzellgewebe bleibt der ganze innere, nicht durch Theilung einer Centralzelle entstandene, sondern aus den unregelmässigen Theilungen der durch Tangentialwände von den Oberhautzellen abgegliederten Innenzellen hervorgegangene Gewebecomplex übrig, dessen Zellen nach wiederholten Zweitheilungen durch simultane oder succedane Viertheilung die radiären oder bilateralen Sporen liefern, die in einem und demselben Fache gemischt vorkommen können, und von denen die radiär gebauten, nach Keimungsuntersuchungen zu urtheilen, die normalen zu sein scheinen.

14. Das Oeffnen der Sporangien erfolgt bei Marattia, Angiopteris und Kaulfussia durch verticale Längsspalten auf der Bauchseite des betreffenden Faches, bei Danaea durch Bildung eines rundlichen Porus in der Fachdecke. In jedem Falle sind diese Stellen durch Zellengruppen ausgezeichnet, deren Wände sehr viel dünner bleiben, wie die der übrigen Wandzellen. Ein Auseinanderweichen dieser Zellen und oft auch Ausstossen derselben (Danaea) bewirkt das Oeffnen des Faches bei der Reife, wobei das Sporangium von Marattia gleichzeitig in seine ursprünglichen beiden Längshälften wie eine zweiklappige Kapsel der Länge nach auseinander reisst.

15. In Bezug auf die Entwickelung der Sporangien weichen, so weit unsere jetzigen Kenntnisse reichen, die Marattiaceen also von den echten Farnen, in deren Reihe sie früher standen, wesentlich durch die angegebenen Punkte ab. Sie schliessen sich auf der anderen Seite aber gerade deshalb an die Lycopodiaceen und in weiterer Folge an die Ophioglossaceen als nächste Verwandte an, zeigen jedoch auch, was das Sporangium von Angiopteris betrifft, noch Anklänge an die Osmundaceen-Gattung Todea, die sich namentlich in der Anwesenheit des rudimentären Ringes, sowie in der Aehnlichkeit beider auf jüngeren (mir indessen bei Todea nicht vollständig vorliegenden) Entwickelungsstufen kund giebt.

Erklärung der Figuren auf den Tafeln I—IV.

Tafel I.

Angiopteris.

Fig. 1. Verticalquerschnitt (senkrecht zum Nervenverlaufe) durch ein eben in der Anlage begriffenes Receptaculum (r) mit bedeutend gestreckten Epidermiszellen. g jugendliches Gefässbündel. Vergr. 240.

Fig. 2. Verticallängsschnitt (parallel zum Nerven) durch ein Receptaculum (r) in etwas weiterem Entwickelungsstadium, die ersten Theilungen der Epidermiszellen zeigend. Vergr. 240.

Fig. 3. Der Figur 1 analog. Nur liegt hier das junge Receptaculum (r) oberflächlicher und es tritt die Differenzirung des Fibrovasalstranges nicht so hervor, wie in der ersten Figur. Vergr. 240.

Fig. 4. Verticallängsschnitt durch ein weiter in der Entwickelung vorgeschrittenes, bereits über dem Niveau der benachbarten Blattfläche befindliches Receptaculum (r), dessen Zellen die regelmässige Theilung der ursprünglichen Epidermiszellen noch in der reihenweisen Anordnung erkennen lassen. g junges Gefässbündel. Vergr. 240.

Fig. 5. Verticalquerschnitt durch den Sorus mit beginnender Differenzirung der Sporangien (sp, sp). g Gefässbündel. — Form mit erst spät sich aus der Grube erhebendem Sorus. Die Vertheilung der Chlorophyllkörner im Gewebe wurde nur auf einer Seite der Zeichnung angedeutet. Vergr. 240.

Fig. 6. Verticalquerschnitt durch den jugendlichen Sorus in ähnlichem Entwickelungsstadium. sp und sp zwei junge Sporangien. r das dazwischen befindliche Stück des Receptaculums. p, p Spreuschuppen. g,g,g,g junge Gefässe des Fibrovasalstranges. Vergr. 240.

Fig. 7. Verticallängsschnitt durch einen gleichen Sorus. sp^1 bis sp^4 die vier Sporangien einer Reihe im Längsschnitt. g Gefässbündel. Vergr. 240.

Fig. 8. In allen Theilen der Figur 7 entsprechend, nur von einer schmächtigeren Form der Angiopteris evecta. Vergr. 240.

Fig. 9. Verticallängsschnitt durch einen Sorus und zwar durch die Endsporangien (sp) desselben und die dazwischen liegende freie Receptaculumfläche (r). Die punktirte Linie giebt drei Sporangien der hinten liegenden Reihe an. Vergr. 240.

Fig. 10. Schnitt wie in Figur 9, aber einen weiter vorgerückten Entwickelungszustand darstellend. Zwischen den Sporangien, von denen sp und sp die endständigen, die punktirten Linien die seitenständigen der einen Reihe bezeichnen, erheben sich auf den freien Stellen des Receptaculums (r) die Spreuhaare p. g Gefässbündel. Vergr. 240.

Fig. 11. Verticalquerschnitt durch bereits ziemlich weit vorgeschrittene Sporangien (sp), von denen das rechts stehende eine Differenzirung in

äusserste Wandschicht und centrales Gewebe erkennen lässt, aber noch nicht zur Ausbildung der inneren Wandschicht geschritten ist. Linkes Sporangium nur durch einen Tangentialschnitt getroffen. p Spreuschuppen. g Gefässbündel. Vergr. 240.

Fig. 12. Verticalquerschnitt durch das Ende eines Sorus mit sehr jungem, eben in der Anlage begriffenem Endsporangium (sp). Vergr. 240.

Fig. 13. Verticalquerschnitt durch das Ende eines Sorus mit Endsporangium (sp), aber weiter entwickelt, wie in voriger Figur. Vergr. 240.

Fig. 14. Verticalquerschnitt durch das Receptaculum (r,r) zwischen den Sporangien. Entwickelungsstadium von Figur 13. Vergr. 240.

Fig. 15. Einige Zellen des die Sporen bildenden centralen Gewebes mit fast gallertartigen Membranen und dichtem, trübem, gelblichem Plasma. Entwickelungsstadium der Figur 23 auf Tafel II. Vergr. 500.

Fig. 16. Abnorme, aber noch glatte Sporen. a bilaterale Spore von der Bauchseite; b radiäre Spore, normal, zum Vergleich; c abnorm grosse bilaterale Spore; d bilaterale Spore mit einerseits gegabelter Leiste; e—k aus unvollständiger Theilung hervorgegangene Doppelsporen mit verschiedener Leistenbildung. Vergr. 240.

Fig. 17. Scheitelansicht eines Sporangiums, etwas weiter entwickelt wie Figur 22 auf Tafel II. r dickwandige Zellen des rudimentären Ringes; w Wandzellen unterhalb desselben; n Zellen der Bauchseite, zwischen denen das Aufreissen erfolgt. Vergr. 240.

Fig. 18. Stück des Ringes (r) von einem fast reifen Sporangium. w die Wandzellen der Bauchseite und n,n die zartwandigen, stärker vertical gestreckten Zellen auf der Mittellinie der Bauchseite, zwischen denen die Bildung des Längsspaltes beim Oeffnen des Sporangiums erfolgt. Vergr. 240.

Fig. 19. Medianlängsschnitt durch die Scheitelregion der äusseren Wandschicht eines Sporangiums, dessen Sporen fertig in der Höhlung liegen. r die Zellen des Ringes. w die gewöhnlichen Wandzellen. Vergr. 240.

Tafel II.

Fig. 20—25. Angiopteris.

Fig. 20. Verticalquerschnitt durch einen jüngeren Sorus mit alternirenden Sporangien der Längsreihen. r Receptaculum. sp Sporangium (nicht genau Medianschnitt). g Gefässbündel. Vergr. 240.

Fig. 21. Schnitt wie Figur 20, aber ein weiteres Entwickelungsstadium zeigend. sp Sporangium im Medianschnitt. r Receptaculum. g Gefässbündel. Vergr. 240.

Fig. 22. Verticalquerschnitt durch den Sorus mit älterem Sporangium im Längsschnitt. Die Sporen sind herausgefallen, die inneren Wandschichten bereits verschrumpft. g Gefässbündel. r die Zellen des Ringes. Die übrigen Zellen wurden nur in Umrissen gezeichnet. Vergr. 240.

Fig. 23. Verticalschnitt (quer zum Nerven) durch ein Endsporangium im Stadium lebhafter Sporenbildung. r Zellen des rudimentären Ringes in der eingesenkten Scheitelregion. Vergr. 240.

Fig. 24. Scheitelregion eines mehr denn halbreifen Sporangiums (mit bereits fertigen Sporen) im Querschnitt. r Zellen des Ringes, die hier das oft stattfindende papillenartige Hervortreten der einen Ringzelle zeigen. Vergr. 240.

Fig. 25. Drei reife Sori mit aufgesprungenen und entleerten Sporangien. Vergr. 28.

Fig. 26—28. Kaulfussia.

Fig. 26. Verticalschnitt durch ein Fach eines halbreifen Sporangiums von K. aesculifolia Bl. Sporenmutterzellen bereits herausfallend und innere Wandzellen (n) verschrumpft. x Zellen mit tief-schwarzbraunem Inhalte. e Epidermis der Blattunterseite. g Gefässbündel. m Centralgewebe des Sporangiums unter der Mittelgrube. Vergr. 240.

Fig. 27. Stück einer Fieder derselben Art mit reifen, aber noch nicht geöffneten Sporangien. Vergr. 6.

Fig. 28 a. Halbes, reifes, bereits geöffnetes Sporangium von Kaulfussia aesculifolia Bl. (Zollinger'sche Exemplare). w Fachwand. c Mittelgrube. p Spalten der Fächer. Vergr. 28.

Fig. 28 b. Stück des Scheitels mit den Längsspalten der Fächer. Vergr. 28.

Fig. 28 c. Querschnitt des Sporangiums unterhalb der Mittelgrube. Vergr. 28.

Fig. 29. Marattia Kaulfussii J. Sm.

a. Abnormes Sporangium von oben gesehen. Vergr. 7.

b. Dasselbe im Horizontalschnitt. m Mittelfurche. c Centralcanal. Weiteres siehe im Texte pag. 7 und folgende. Vergr. 28.

Tafel III.

Fig. 30—32. Marattia laxa Kze.

Fig. 30. Verticalquerschnitt eines sehr jungen Sporangiums. g Gefässbündel. sp Spreuschuppe. Die Stärke der Zellwände und der Zellinhalt wurden nur theilweise angedeutet. Vergr. 500.

Fig. 31. Gleicher Schnitt durch ein etwas älteres Sporangium, dessen Hälften sich eben differenzirt haben. g Gefässbündel; x scheitelzellenartige Zelle, durch eine Tangentialwand bereits wieder in eine gewöhnliche Wandzelle und eine kleine Innenzelle zerlegt. Vergr. 300.

Fig. 32. Gleicher Schnitt durch ein wenig älteres Stadium wie Figur 31. Zellinhalt nur in der Mittellinie der Figur angegeben. Vergr. 500.

Fig. 33—39. Marattia Kaulfussii J. Sm.

Abnorme Sporangien, über die im Texte, Seite 7 und folgende, das Weitere nachgesehen werden mag. In den Figuren bedeutet: i innere und a äussere Reihe der Sporenfächer; m oder auch n Mittelspalt; c Centralcanal; h hinteres und v vorderes Sporangium; x Zone dickwandiger Zellen.

Fig. 33: a reifes, eben sich öffnendes Sporangium (Vergr. 28); b dasselbe im Verticalschnitt durch die Mitte in der Richtung des Pfeiles bei a (Vergr. 28); c Tangentialschnitt. Vergr. 28.

Fig. 34: a von oben, Vergr. 9; b im Horizontalschnitt, Vergr. 28.
Fig. 35: a von oben, Vergr. 7; b von vorne, Vergr. 7; c im Horizontalschnitt, Vergr. 28.
Fig. 36: a von oben, Vergr. 7; b von vorne, Vergr. 7; c im Horizontalschnitt, Vergr. 28.
Fig. 37. Sporangium von oben gesehen. Vergr. 10.
Fig. 38: a von oben, Vergr. 7; b von vorne, Vergr. 7.
Fig. 39: a von oben, Vergr. 7; b von der Seite, Vergr. 7.

Tafel IV.

Fig. 40—47. Marattia Kaulfussii J. Sm.

Fortsetzung von Tafel III.

Fig. 40: a von oben, Vergr. 8; b im Horizontalschnitt, Vergr. 28.
Fig. 41: a von oben, Vergr. 8; b im Horizontalschnitt, Vergr. 28.
Fig. 42: a von oben, Vergr. 10; b im Horizontalschnitt, Vergr. 28.
Fig. 43: a von oben, Vergr. 7; b im Horizontalschnitt durch die Mitte, Vergr. 28; c im Horizontalschnitt unterhalb der Mitte, Vergr. 28.
Fig. 44: a Scheitelansicht, Vergr. 7; b Horizontalschnitt durch die Mitte der Kapsel, Vergr. 28. c. Horizontalschnitt unterhalb der Mitte, Vergr. 28.
Fig. 45: a von oben gesehen, Vergr. 7; b im Horizontalschnitt, Vergr. 28.
Fig. 46: a von oben, Vergr. 7; b Verticalschnitt durch die Mitte in der Richtung des Pfeiles bei a, Vergr. 28; c Tangentialschnitt neben b fort, Vergr. 28.
Fig. 47. Sporangium ähnlich dem in Figur 46 b. Vergr. 28.

Fig. 48—52. Danaea.

Fig. 48. Stück einer Fieder (Unterseite) von Danaea stenophylla Kze. mit zwei reifen Sporangien (sp). l Parenchymlamellen zwischen denselben. m Mittelnerv der Fieder. Vergr. 28.
Fig. 49. Verticalquerschnitt durch ein Fiederstück derselben Art. l Lamellen; g Gefässbündel; f Sporenfach; w Stück einer Querwand zwischen zwei Fächern; x Längswand; m Porus des einen Faches. Vergr. 28.
Fig. 50. Ein gleicher Schnitt von Danaea elliptica Sm. Vergr. 28. Bezeichnung wie oben.
Fig. 51. Scheitelregion eines Faches von Danaea elliptica Sm. w^1 Wandzellen über der Längswand und w solche über den Querwänden zwischen den Fächern; d dünnwandige Zellen des Scheitels und sp eben sich bildender Spalt zwischen denselben, die Bildung des Porus einleitend. Vergr. 240.
Fig. 52. Verticalquerschnitt durch noch junge Sporangien von Danaea simplicifolia Rudge. sp Sporangien; l Parenchymlamellen; g Gefässbündel. Vergr. 28. Siehe den Text Seite 19 und 20.

Sämmtliche Figuren wurden genau nach der Natur mit Hülfe eines Zeichenprismas entworfen.

Leipzig, im October 1873.

II.

Ueber die
Entwicklungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen.

Von

Georg Lohde.

Hierzu Tafel V und VI.

Die Entwicklungsgeschichte und der Bau der Samenschalen ist verhältnissmässig noch wenig bekannt. Das reiche Material, welches uns die Pflanzenwelt hierin bietet, ist nur im Allgemeinen gesichtet und — ich möchte fast sagen — nur provisorisch geordnet. Nur von wenigen Familien sind die Samenschalen eingehender untersucht worden, und dann auch gewöhnlich nur im reifen Zustande, selten in ihren einzelnen Entwicklungsstadien. Es muss dies um so mehr auffallen, als gerade die Zellen der meisten Samenschalen mit zu den eigenthümlichsten gehören, welche wir kennen, und wohl deshalb den Wunsch hätten rege machen müssen, die Art und Weise ihrer Entwicklung kennen zu lernen. Die Botaniker der dreissiger und vierziger Jahre dieses Jahrhunderts — einer Zeit, wo die Entwicklung und der Bau der Samenknospe ein viel besprochenes Thema war — haben uns gezeigt, wie viel Interessantes die Entwicklungsgeschichte der Testa bietet, und trotzdem wenige Nachfolger gehabt. — Da es nicht meine Aufgabe sein wird, die Entwicklung der Samenschalen aus den einzelnen Theilen des Ovu-

lums im Allgemeinen zu schildern, so kann es auch nicht in meiner Absicht liegen, die in dieser Hinsicht so wichtigen Arbeiten Malpighi's, Mirbel's, Brown's, Brongniarts, Dutrochet's, Gaertner's u. A. hier näher zu besprechen. Dieselben stellten die Anatomie und die Entwicklung des Ovulums in allgemeingültigen Zügen fest, ohne jedoch specieller auf die in so vielen Beziehungen eigenthümliche Entwicklung der Samenknospen einzelner Pflanzenfamilien einzugehn. Meine Aufgabe wird es sein, die Veränderungen, welche die Zellen der Integumente im Laufe ihrer Entwicklung erfahren, im Zusammenhange mit der allmähligen Gestaltung des Samens bis zu seiner völligen Reife zu schildern. Die Familien der Portulacaceen, Balsamineen, Oxalideen, Solaneen, Convolvulaceen und Malvaceen — Familien, welche wenig oder gar nicht in dieser Hinsicht untersucht sind — stellten mir das Material zu meinen Untersuchungen. Indem ich die einzelnen Gattungen und Species der genannten Familien untersuchte, fielen mir häufig die feinen, aber sehr bestimmten Unterschiede im Bau der Samenschalen bei sehr nah verwandten Pflanzenformen auf. Die Familien der Solaneen, Convolvulaceen und Malvaceen zeichneten sich hierin besonders aus. Ich werde demnach neben der oben genannten noch eine zweite Aufgabe zu erfüllen haben, und zwar diejenige: die Samenschalen der einzelnen Species und Gattungen zu vergleichen und aus den gefundenen Resultaten auf ihre nähere oder fernere Verwandtschaft einen Schluss zu ziehen, der vielleicht bei der Unterscheidung schwieriger Arten von Werth sein dürfte. Bevor ich meine Untersuchungen mittheile, will ich in aller Kürze das Wichtigste aus der bestehenden Litteratur besprechen, die aus dem oben angegebenen Gesichtspunkte die Entwicklungsgeschichte und Structur der Samenschale behandelt.

Schleiden und Vogel waren die Ersten, welche in ihren „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Blüthentheile bei den Leguminosen“ [1]) zeigten, wie interessant die Entwicklungsgeschichte und der Bau der Testa bei dieser Familie ist. Sie machen uns zuerst mit den Pallisadenzellen bekannt, welche sich aus der obersten Zellschicht des äusseren Integuments durch Streckung der einzelnen Zellen und Verdickung ihrer Wände bilden. In dem Anfange des in demselben Jahre von ihnen der Leopoldinischen Akademie über-

[1]) Nova acta Leopoldinae Carolinae Academiae 1838.

gebenen Aufsatzes („über das Albumen insbesondere der Leguminosen") beschreiben die genannten Autoren kurz die Testen der einzelnen Gattungen in der Familie der Papilionaceen und erläutern dieselben durch eine Reihe von höchst anschaulichen Abbildungen. — Die Abbildung 9 auf Tafel XL desselben Aufsatzes zeigt ferner das für die Keimung so wichtige Vorkommen von Spaltöffnungen auf der Samenschale von Canna maculata. Näher wird diese interessante Thatsache von Schleiden in seinen „Beiträgen zur Botanik" (Leipzig 1844) besprochen unter dem Titel: „Ueber das Vorkommen der Spaltöffnungen". Ein Analogon zu Canna ist nach ihm ferner Nelumbium speciosum, bei welcher Pflanze er auch zahlreiche Stomata an der äusseren Samenhaut vorfand. Er beschreibt dieselben in dem obengenannten Werke in der kleinen Notiz: „Spaltöffnungen auf Samenintegumenten".

Im zweiten Theile seiner „Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik" (Leipzig 1849) giebt Schleiden auf Seite 383 – 388 eine kurze, gedrängte Uebersicht über die so mannigfaltige Ausbildung der Samenhüllen bei den einzelnen Pflanzenfamilien. In den wenigen Seiten ist ein reiches Material von wichtigen Thatsachen zusammengestellt, das nur zum kleinen Theil erst eine gründliche Durcharbeitung erfahren hat, obgleich Schleiden wiederholt darauf hinweist, wie nöthig eine solche sei.

Eine genauere Bearbeitung ist besonders denjenigen Samenschalen zu Theil geworden, welche durch die Quellungsfähigkeit ihrer Epidermiszellen die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich zogen. So beschreibt Cramer [1]) in seinem Aufsatze: „Ueber das Vorkommen und die Entstehung einiger Pflanzenschleime" die Entwicklung und den Bau der Leinsamen. Sein Irrthum, dass die in den jungen Epidermiszellen des äusseren Integuments vorhandenen Stärkekörner sich in Schleim verwandeln, der sich in den Oberhautzellen ansammle, wird von Hofmeister (Berichte der k. sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig 1858) in seiner grundlegenden Arbeit: „Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Aussenfläche von Samen und Pericarpien" dahin berichtigt, dass es Lamellen der äusseren Membran der Epidermiszellen sind, welche die Fähigkeit besitzen im Wasser aufzuquellen, nicht etwa ein in

[1]) Nägeli und Cramer. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Zürich 1855.

den Zellen vorhandener Schleim. Er beweist dies durch Versuche, welche er mit den Samenschalen von Sisymbrium Irio, Linum usitatissimum, Plantago Psyllium, Pyrus Cydonia, Teesdalea nudicaulis, Camelina sativa, Collomia coccinea, C. heterophylla, Ruellia strepens, R. patula und R. tuberosa anstellte. Seine Beobachtungen bestätigt Frank in seinem Aufsatze: „Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetativen Schleime". [1]) Nach ihm dient die in den jugendlichen Epidermiszellen aufgespeicherte Stärke unter chemischer Veränderung zur Verdickung der später quellbaren Membran.

Die Zahl der Pflanzen, deren Samenschalen quellbare Verdickungsschichten in den Epidermiszellen besitzen, bereichert Schenk in seinen „Botanischen Notizen" der Würzburgischen, naturwissenschaftlichen Zeitschrift (2. Bd. 1861) durch die Scrophularinee Alonsoa. Die Verdickungsschichten stecken kappenförmig in einander und werden, in Wasser liegend, erst nach 8—10 Tagen frei, nachdem die Cuticula gesprengt ist. In denselben Notizen giebt er vorher eine ausführliche Beschreibung der interessanten Samenschale von Rivinia purpurascens Schrad., welche sich durch ihre Behaarung von den anderen Arten dieser Gattung unterscheidet.

In einem wissenschaftlichen Controvers zwischen Asa Gray und J. Miers über die Bedeutung der einzelnen Samenhüllen der Magnoliaceen tritt Treviranus in seinem Aufsatze: „Ueber die Frucht und den Samenbau von Magnolia" [2]) der Ansicht von Asa Gray bei, der die äussere weiche Schicht des Samens aus dem oberen Theile des äusseren Integuments entstanden wissen will, während Miers sie als echten Arillus hinstellte und sie fälschlich mit der dritten Hüllhaut von Evonymus verglich. Treviranus hatte die Entwicklungsgeschichte des Magnolia-Samens verfolgt und war auf diesem, einzig richtigen, Wege zum Abschluss jener Frage gekommen.

Eine ähnliche, allgemein gehaltene, Zusammenstellung der so verschiedenen Entwicklungsarten von Samenschalen, wie sie uns Schleiden in seiner wissenschaftlichen Botanik bietet, giebt Schacht uns, nur weniger ausführlich als dieser, in seinem „Lehrbuch der

[1]) Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. 1865. Bd. 5.

[2]) Botanische Zeitung 1858. Pag. 353—356 und pag. 358—360. Hier finden sich auch die zahlreichen Streitschriften der beiden englischen Gelehrten verzeichnet.

Anatomie und Physiologie der Gewächse" II. Theil (Berlin 1859) auf Seite 418—423. Mag es mir gestattet sein, eine Stelle aus seinem Lehrbuche anzuführen, welche hervorgehoben zu werden verdient. „Für die Samenschale kann man nur aus der Entwicklungsgeschichte erfahren, wie sie gebildet wurde; aus dem fertigen Samen ist es dagegen in der Regel unmöglich Rückschlüsse auf die Beschaffenheit desselben und die Zahl ihrer Integumente zur Zeit der Befruchtung zu machen, weil gerade hier sowohl durch Resorption, als auch durch ungleiche Ausbildungsweise der Zellen in den verschiedenen Schichten wesentliche Veränderungen eintreten."

Im Jahre 1863 erschien in den Sitzungsberichten der k. bair. Academie der Wissenschaften zu München ein Aufsatz von Treviranus: „Wie entsteht die sogenannte Oberhaut der Samenschale (Testa seminis)?" Nachdem der Verfasser kurz die Ansichten der früheren Autoren über diesen Gegenstand erörtert hat, geht er speciell zur Entwicklungsgeschichte von Ricinus über, welche er in grossen Zügen beschreibt. Schon im Jahre 1833 hatte er die Samenknospen von Ricinus untersucht und seine Beobachtungen, denen er Abbildungen hinzufügte, in dem zu Göttingen erschienenen Fasciculus I seiner Symbolae Phytologicae veröffentlicht.

Magnus giebt in seinen „Beiträgen zur Kenntniss der Gattung Najas L." (Berlin 1870) auf Seite 41—45 eine sorgfältige Beschreibung der Entwicklung und des Baues der Samenschalen von den einzelnen Najas-Arten. Auf die interessanten Verschiedenheiten in der Structur der Testen, durch welche die einzelnen Species sich charakteristisch von einander unterscheiden, geht der Verfasser speciell ein.

Im Jahre 1871 versuchte Schroeder [1]) durch Beschreibung des mikroskopischen Baues der Samenschale die Unterscheidung der Brassica-Arten zu ermöglichen. Wenn ihm auch dies nicht vollkommen gelang, so konnte er sie doch nach dem Bau der Testa in drei grosse Gruppen ordnen. Die erste wird gebildet durch Brassica napus und rapa und Varietäten, die zweite durch Brassica oleracca und Varietäten, und die dritte durch Brassica nigra vulgaris allein. Seine Arbeit beweist übrigens von Neuem, wie wichtig die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte von Testa ist. Da ihm diese fehlt,

[1]) J. Schroeder, Untersuchung des Samen der Brassica-Arten und Varietäten. In „den Landwirthschaftlichen Versuchsstationen", herausgegeben von Nobbe. Bd. XIV. 1871. pag. 179.

so fehlt ihm auch zuweilen die Erklärung von eigenthümlichen Verhältnissen im Bau der betreffenden Samenschalen.

In der Botanischen Zeitung vom Jahre 1872 auf pag. 233 und 257 veröffentlicht Hildebrand eine Untersuchung „über die Entwicklung der haarigen Anhänge an Pflanzensamen", in denen er besonders den Zweck betont, welche diese Anhänge beim Freiwerden und bei der Verbreitung der Samen haben. Obgleich er die Structur der Samenschalen der von ihm besprochenen Pflanzen nicht näher berücksichtigt, so glaube ich doch seine Arbeit hier anführen zu müssen.

In seinem „Lehrbuch der Botanik" (3. Auflage. Leipzig 1873) fasst sich Sachs, was die Ausbildung der Samenschalen anlangt, sehr kurz. Nur in wenigen Zeilen (pag. 509) bespricht er die Entwicklungsgeschichte derselben und später (pag. 530) nur in grossen Zügen die hauptsächlichsten Umbildungen, welche die Epidermiszellen der Samenhaut erfahren und welche wesentlich nur physiologischen Zwecken dienen.

In einer Anmerkung auf Seite 35 seines preisgekrönten Werkes („Vergleichende Untersuchungen, betreffend die Histologie etc. der Leitbündel-Kryptogamen") [1]) bespricht Russow die Lichtlinie, welche die Prismenschicht der Papilionaceen-Testen durchzieht. Auch die Samenschale der Mimoseen und Cannaceen zeigen eine gleiche, in ihrer Natur sehr verschieden erklärte, Lichtlinie in ihrer Prismenschicht. Russow erwähnt diese Thatsache in Anschluss an eine gleiche Erscheinung, welche er an den Pallisadenzellen der Marsilia-Fruchtschale beobachtete. In derselben Anmerkung giebt er zugleich eine kurze Beschreibung der Samenschale der Leguminosen, von der er sich eine weitere, eingehendere Untersuchung vorbehält.

In neuester Zeit ist es Nobbe, der in der ersten Lieferung seines „Handbuchs der Samenkunde" (Berlin 1873) eine genauere Beschreibung des mikroskopischen Baues der Samenschalen von Culturgewächsen giebt, ohne jedoch irgend welche Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte derselben zu nehmen.

In dem allgemeinen Theile seines Kapitels über „den anatomischen Bau der Samenhülle" unterscheidet er folgende Zonen in derselben: 1) die Hartschicht, 2) die Quellschicht, 3) die Pigment-

[1]) Erschienen in den „Mémoires de l'Academie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XIX. No. 1. St. Pétersbourg 1873.

schicht, 4) die Stickstoffschicht und 5) anderweitige Elemente der Samenhaut. Ich werde mich dieser Terminologie nicht anschliessen, denn nach meinen Untersuchungen halte ich eine so allgemeine Eintheilung der Samenschale für etwas gewagt. Der Verfasser hätte jedenfalls nicht zu betonen unterlassen dürfen, dass diese Unterscheidung nicht auf alle Samenschalen Bezug hat, sondern nur auf bestimmte, von ihm untersuchte. Ausserdem hat er, wie mir es scheint, nicht genug hervorgehoben, dass die genannten Schichten nicht alle in einer Samenschale vorhanden zu sein brauchen, sondern bis auf eine fehlen können, wie ich dies z. B. bei Oxalis fand, wo nur die „Hartschicht" entwickelt ist. Ferner dürfte hier wohl in Erinnerung zu bringen sein, dass die Samen mehrerer Pflanzen, wie z. B. die der Orchideen, der Pirola-Arten u. A. eine aus einer einzigen Zellschicht bestehende, dünnwandige Samenschale besitzen, auf die keine der Nobbe'schen Schichten passen dürfte. —

Die Beschreibungen und zuweilen auch die Abbildungen officineller Samen und ihrer Schalen finden sich in den verschiedenen Lehrbüchern der Pharmakognosie. Diese Samen sind jedoch meistens nur in natürlicher Grösse oder sehr schwach vergrössert beschrieben und können demnach von mir unberücksichtigt bleiben. Wo jedoch eine genauere anatomische Untersuchung vorliegt, werde ich nicht unterlassen dieselbe zu besprechen und die gefundenen Resultate mit den meinen zu vergleichen.

Nachdem hiermit das Wichtigste aus der vorhandenen Litteratur kurz besprochen ist, wird man die Ueberzeugung erlangt haben, dass nur sehr wenige Familien in der Entwicklungeschichte und Structur ihrer Samenschalen genauer bekannt sind. Es schien mir demnach nicht überflüssig und uninteressant zu sein, einige in dieser Beziehung wenig oder gar nicht bekannte Familien zum Gegenstand meiner Untersuchung zu machen. Von welchen Gesichtspunkten aus ich dieselben unternehme, habe ich schon oben auseinandergesetzt. Ich beginne meine Untersuchungen mit der Familie der

Portulacaceen.

Oeffnet man den Fruchtknoten einer zum Aufbrechen bereiten Knospe von Portulaca oleracea L., so findet man das an einem langen Funiculus sitzende anatrope Ovulum vollständig ausgebildet (Fig. 1). Die Keimbläschen sind vorhanden, die beiden Integumente völlig entwickelt. Indem die letzteren sich in der Mikropyle-Gegend ein wenig um-

schlagen, bilden sie gewissermassen einen Trichter zur Aufnahme der Pollenschläuche. Dass innere Integument überragt an dieser Stelle das äussere. Ferner ist noch über den Bau des Ovulums zubemerken, dass an seiner Ursprungsstelle das äussere Integument in der Chalazagegend sich hervorwölbt und so einen Hohlraum zwischen sich und dem inneren Integument entstehen lässt, der später in Folge des starken Wachsthum des Knospenkerns verschwindet. – Die beiden Integumente (Fig. 2) welche sich nach Zusatz von Kali deutlich von einander und dem Knospenkerne absetzen, bestehen aus je zwei Reihen kurzer, prismatischer Zellen, welche ein wenig länger als breit sind. Die Epidermiszellen des äusseren Integumentes sind um ein Mehrfaches grösser als die Zellen der zweiten Schicht dieses Integuments. Ihre Aussen- und Innenwände haben sich leicht ausgebaucht. Der Inhalt der Integumentzellen ist dichtes Protoplasma.

Betrachtet man nun eine Samenknospe, welche einen Embryo mit schon mehrzelligen Embryokügelchen aufweist und das eben besprochene an Grösse um ein Vielfaches übertrifft, so bemerkt man eine bedeutende Veränderung in den einzelnen Integumenten. Das äussere Integument hat an der Mikropyle durch starke Streckung und tangentiale Theilung seiner Zellen das innere Integument zur Seite gedrängt und überwallt und beginnt so den Mykropylekanal zu verschliessen und den Embryo vor äusseren Einflüssen zu schützen. Die Epidermiszellen der Samenknospe sind bedeutend herangewachsen. Ihre Seitenwände haben sich in Folge des starken Wachsthums ihrer Zellen in die Breite und wegen Mangel an Ausdehnungsfläche wellig in einander geschoben. Die Aussenmembran der Epidermiszellen ist schwach doppelt contourit; ihr Plasmainhalt hat reichlich Stärke gebildet. Letzteres gilt auch von den Zellen der zweiten Schicht des äusseren Integumentes, welche an Grösse bedeutend hinter den Epidermiszellen zurückgeblieben sind. Dagegen bemerkt man an ihnen eine schiefe Neigung ihrer Seitenwände, welche in der Chalazaregion am stärksten ist und ohne Zweifel durch das starke Wachsthum des Knospenkerns und die häufige Längstheilung in den reichlich Stärke führenden Zellen des inneren Integumentes hervorgerufen wird. Letzteres hat sich am Meisten verändert. Aus einem zweischichtigen Integumente nämlich ist durch Resorption der innersten Zellreihe ein einschichtiges geworden. Dass die unter ihm liegende Schicht, welche man auf den ersten Blick für die zweite Zellreihe

des inneren Integumentes halten könnte, die Epidermis des Knospenkerns ist, dafür sprechen mehrere Gründe. Erstens nämlich ist die Form ihrer Zellen mehr breit als lang, und zweitens stimmt ihr Inhalt mit dem der Zellen des Knospenkerns überein, der sich durch seine viel geringere Dichtigkeit von dem der Integumentzellen unterscheidet. Ferner bleibt in den späteren Entwicklungsstadien des Samens diese Zellschicht mit dem Knospenkern verbunden und löst sich nicht, wie die Integumente, leicht von ihm ab.

In einem nach älteren Stadium (das Embryokügelchen zeigt schon ein in ein wenigzelliges Plerom und Periblem differenzirtes Gewebe) sehn wir den Samen bereits gelblich gefärbt. Diese Färbung rührt von der Cuticularisirung des äusseren Membran der Epidermiszellen her (Fig. 3). Letztere haben sich ausserdem in kleine Zäpfchen ausgestülpt, welche bis zu dreien — von denen jedoch eines immer das grösste ist — auf einer Zelle vorkommen. Da man auf einem Querschnitt nur immer eines dieser Zäpfchen erhält, so muss ein Tangentialschnitt gemacht werden, um über diese Verhältnisse Aufschluss zu geben. — Die zweite Schicht des äusseren Integuments ist durch tangentiale Theilung ihrer Zellen zweireihig geworden. Einzelne Zellen in ihr bleiben jedoch ungetheilt. Die schwache Neigung ihrer Zellwände behält sie bis zur völligen Reife des Samens bei. Das innere Integument zeigt keine Veränderungen. Der Zellinhalt beider Integumente zeichnet sich noch wie früher vor dem des Knospenkerns durch Reichthum an Stärke aus.

Im fast reifen Samen (der völlig entwickelte Embryo hat das zartwandige Gewebe des Knospenkeims bis auf einen kleinen Rest resorbirt) finden wir nur die Epidermiszellen derselben verändert (Fig. 4). Die Aussenwände haben sich stark verdickt und in ihren oberen Partien tief gebräunt. Sie zeigen feine Porenkanäle, welche, senkrecht und schräg verlaufend, die Membran in ihren cuticularisirten Theilen durchziehn. Die Zäpfchen (Fig. 5) sind grössser geworden. Die unteren Partien der Aussenwände, welche das Lumen der Zellen begränzen, sind noch nicht cuticularisirt und heben sich durch ihre helle Färbung von den cuticularisirten und gebräunten Theilen ab. Der Inhalt der Epidermiszellen ist frei von Stärke, welche zur Verdickung der Aussenwände diente, und färbt sich sich nach Zusatz von Kali hellviolett. [1]) Die übrigen Schichten der

[1]) cf. pag. 58 oben

Samenschale zeigen dieselbe Beschaffenheit wie früher, sowohl was Form wie Inhalt ihrer Zellen anlangt, nur dass hier und da in einzelnen Zellen der dritten Schicht des äusseren Integumentes eine Theilung durch eine Längswand erfolgt ist.

Der reife Same von Portulaca oleracea L. hat die Grösse eines Mohnkorns und ist von nierenförmiger Gestalt und von schwarzer Farbe. Unter der Lupe erblickt man auf ihm zahlreiche Höckerchen zerstreut, welche sich bei stärkerer Vergrösserung auf dem Querschnitt der spröden Samenschale als jene Zäpfchen erweisen, welche ich oben besprach. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind sehr stark verdickt und schwarzbraun gefärbt. Die Porenkanäle sind nur noch schwer zu erkennen. Die Epidermiszellen sowohl als auch die Zellen der unter ihnen liegenden Schichten der beiden Integumente sind durch den Embryo zusammengepresst. Der Inhalt dieser Zellen ist geschwunden. Die Stärke, welche dieselben führten, ist sehr wahrscheinlich in die Epidermiszellen gewandert, um die Verdickung der Aussenwände dort zu beendigen. — Am Hilus des Samens bemerkt man ein weisses Pünktchen. Es ist dies ein Ueberrest des Funiculus, dessen Zellen an dieser Stelle ihre Wände leicht verdickt haben und so vor einem frühen Schwund bewahrt blieben. Die weisse Färbung rührt von der Luft in diesen Zellen her.

Bei Portulaca sativa Haw. fand ich dieselben Verhältnisse im Bau der Samenschale wie bei Portulaca oleracea L.

Montia fontana L. — und mit ihr stimmt Montia minor Gmel. hierin überein — ist, was den Bau ihrer Samenschale betrifft, von den beiden Portulaca-Arten in einem Punkte nicht unwesentlich verschieden. Die Epidermiszellen ihrer tiefbraun gefärbten Testa nämlich sind sechseckig und in zapfenförmige Papillen vorgewölbt, welche mit feinen Spitzchen und Wärzchen, cuticularen Bildungen, besetzt sind. Die übrigen Verhältnisse in ihren Samenschalen sind denen von Portulaca gleich.

Von den

Balsamineen

dienten mir die anatropen Samenknospen von Impatiens parviflora DC. zur Untersuchung. Dieselben besitzen nicht wie man allgemein annimmt, ein Integument, sondern, wie mir ein noch sehr junges Ovulum zeigte, bei dem sich die Integumente erst entwickelten, deren zwei (Fig. 6). Dieselben verwachsen jedoch in schon sehr

früher Zeit so innig, dass sie bei dem völlig ausgebildeten Ovulum wie ein einziges erscheinen. Die verschiedene Form der Zellen beider Integumente deutet jedoch n ch auf das Vorhandensein von zwei Integumenten hin (Fig. 7). Während die Zellen des äusseren Integumentes nämlich polyedrisch sind, haben die des inneren — mit Ausnahme der Zellen an der Mikropyle und der in der Chalazagegend, welche ebenfalls polyedrisch sind — eine langgestreckte, prismatische oder spindelförmige Gestalt. Ihre Längsachse fällt mit der des Ovulums zusammen. Diese Ansicht gewährte mir eine Samenknospe, welche ich einer eben verblühten Blume entnommen hatte. Das äussere Integument ist hier 6—8 Zellreihen dick und führt Chlorophyll in den obersten Schichten seines kleinzelligen Gewebes, in seinen unteren homogenes Protoplasma. Die Epidermis besteht aus sehr kleinen, ein Wenig ausgebauchten Zellen, die in der vorgewölbten Chalazaregion jedoch bedeutend an Grösse zunehmen. Das innere Integument hat ungefähr dieselbe Dicke, wie das äussere. Der Inhalt seiner Zellen ist homogenes Plasma mit vereinzelten Stärkekörnchen. Die Raphe, welche man am Ovulum als feine, erhöhte Leiste von etwas dunklerer Färbung verlaufen sieht, besteht aus einer starken Lage prismatischer, langgestreckter Zellen, welche von zwei Schichten grösserer und breiterer Zellen bedeckt ist. Letztere führen Chlorophyll, während die feinen, langgestreckten Zellen dagegen homogenes Protoplasma mit eingestreuten Stärkekörnern führen, welche später sich zu Oeltröpfchen umbilden. Die Zellwände dieser Zellen zeigen dünne, ringförmige Verdickungen und erinnern so an den Fibrovasalstrang, welcher nicht selten die Raphe der Samenknospen durchzieht.

Ein älteres Entwicklungstadium zeigt uns eine bedeutende Veränderung in den einzelnen Integumentpartien (Fig. 8). Die Zellen der Epidermis haben sich gruppenweise, nicht selten auch vereinzelt, zu Papillen ausgestülpt. Gewöhnlich sind es drei benachbarte Zellen, welche auf dem Querschnitt eine solche Papillengruppe bilden. Indem sich diese Papillengruppen aneinander reihen, bilden sie längsverlaufende feine Rippen, welche beim reifen Samen besonders in die Augen fallen. Die Aussenwände der Epidermiszellen sind schwach verdickt und greifen wellig in einander. In den nächst unter ihnen liegenden Zellschichten haben sich die Zellen abgerundet und lassen zahlreiche Intercellularräume zwischen sich. Einzelne Zellen von ihnen haben

sich um ein Vielfaches vergrössert und besitzen Raphidenbündel. Sowohl die Epidermis wie diese Zellpartie führt Chlorophyll. — Das innere Integument zeigt ein noch veränderteres Aussehn. Ihre Zellen haben nämlich viel an Länge, weniger an Breite zugenommen, haben jedoch ihre ursprüngliche Form insofern verändert, als sie, anstatt gerade zu verlaufen, ein oder zwei, ja oft drei Biegungen machen. So entsteht das eigenthümliche Bild eines wirren Durcheinander von gewundenen Zellen, zwischen denen zahlreiche Intercellularräume bestehn. Die obersten Schichten dieser Zellen führen leicht grün gefärbtes Protoplasma, die unteren farbloses, beide vereinzelte Stärkekörnchen. Von dem transitorischen Endosperm wird dieses schwammige Gewebe durch die dünnen, langen, mit ihren zugespitzten Enden in einander greifenden Zellen der Epidermis des Knospenkerns getrennt. — Die Raphe zeigt eine solche Umwandlung ihres Gewebes nicht, wie sie im inneren Integumente statt fand. Ihre Zellen haben ihre alte Gestalt behalten, mit Ausnahme der Epidermiszellen, welche sich an der Papillenbildung betheiligen.

Gehn wir nun zum reifen Samen über, so finden wir an statt zweier stark entwickelten Integumente eine dünne Samenschale, deren Hauptbestandtheil die Epidermis und die unter ihr liegende Zellreihe bildet (Fig. 9). Die übrigen Schichten der beiden Integumente sind durch den Embryo zu einer dünnen Lage zusammengepresst. Nur erst nach Zusatz von Kali erkennt man ihre zellige Structur. Die Papillen der Epidermiszellen haben sich stark vergrössert. Sie sind leicht gebogen und von bräunlicher Farbe. Ihre Membran ist stark verdickt und zeigt zahlreiche, ziemlich grosse Porenkanäle, welche der Papille ein sehr zierliches Ansehn geben. Da die Porenkanäle sich von aussen nach innen verjüngen, so erscheint die Papille, bevor sie die endliche Verdickung ihrer Wände erfahren hat, netzartig verdickt und punktirt. Die Zellen der Epidermis, welche nicht zu Papillen ausgewachsen sind, zeigen gleichfalls verdickte und gebräunte Wände. Von ihnen unterscheiden sich die Zellen der zweiten Schicht nur dadurch, dass sie keine feinen Porenkanäle in ihren verdickten Wänden aufweisen. Diesen beiden Schichten schliessen sich vier bis sechs Lagen farbloser, dünnwandiger Zellen an, welche in ihren Lumen hier und da noch Raphidenbündel erkennen lassen. Unter ihnen liegt das zu einer

dünnen Schicht zusammengepresste, schwammige Gewebe des zweiten Integuments.

An manchen Stellen, besonders der Raphe entlang, besitzt der längliche, graubraune Same von Impatiens parviflora DC. weissliche Stellen, welche dadurch hervorgerufen werden, dass die Braunfärbung der Membran der Epidermis dort unterblieben ist.

Bei Impatiens cristata Wall. fand ich einen ähnlichen Bau der Samenschale wie bei der eben beschriebenen. Doch sind die Papillen hier etwas grösser und bilden nicht längsverlaufende Rippen, sondern runzeln unregelmässig den Samen, der auch ausserdem kleiner und dunkler ist als der vorige.

Viel bedeutender wich dagegen der Bau der Samenschale von Impatiens glanduligera Roy. ab. Hier fehlen die Papillen völlig, die Epidermiszellen sind nur schwach ausgebaucht und mit sehr feinen Knötchen besetzt. Ihre verdickten Membranen zeigen ausserordentlich feine Porenkanäle. Das marmorirte Aussehn des rundlichen Samens erklärt sich aus denselben Gründen, welche ich soeben für die weisslichen Stellen auf der Testa von I. parviflora DC. angab. Wie schon der Habitus der ganzen Pflanze, so deutet auch der Bau der Samenschale von Impatiens glanduligera Roy auf eine nähere Verwandtschaft mit Balsamina hortensis Desp. hin, als sie die anderen beiden genannten Impatiensarten besitzen. Balsamina hortensis Desp. nämlich hat in so fern grosse Aehnlichkeit in dem Bau ihrer Testa mit Impatiens glanduligera, als sie ebenfalls keine Rippen oder Runzeln bildende Papillen besitzt. Dafür sind bei ihr jedoch zerstreute kleine Gruppen von Epidermiszellen, oft auch nur einzelne derselben, zu runden Papillen ausgewachsen, deren Wände stark verdickt und tiefer gebräunt sind, als die Wände der anderen Epidermiszellen. Ausser dieser Zellschicht besitzt die reife Testa nur noch zwei Zelllagen, von denen die obere aus längeren braun- und dickwandige Zellen besteht, während die untere kurze Zellen aufweist, deren Innenwände im Gegensatz zu den übrigen Wänden nicht gebräunt sind.

Die Oxalideen

zeichnen sich in der Entwicklung ihrer Samenschale dadurch vor den bisher von mir beschriebenen Familien aus, dass bei ihnen nicht die Integumente, sondern der Knospenkern den Hauptantheil

an der Bildung der Testa nimmt. Doch verfolgen wir den Entwicklungsgang von Stufe zu Stufe.

Das anatrope Ovulum, welches wir aus den Fruchtknoten einer eben abgeblühten Blume von Oxalis Valdiviensis Bert. nehmen, besitzt zwei Integumente, von denen das äussere aus einer Zellschicht, das innere aus zwei Zellschichten besteht (Fig. 10). Die Zellen sind fast so breit wie lang. Der Knospenkern ist aus zwei übereinanderliegenden Schichten zusammengesetzt, deren lange Zellen tangential zur Oberfläche der Samenknospe gestreckt sind und mit ihren zugespitzten Enden in einander greifen. In der Chalazagegend ist das Ovulum in einen kleinen Höcker ausgezogen, der aus kleinzelligem Parenchym besteht. Die Raphe führt einen sehr dünnen, nur ein Spiralgefäss starken Fibrovasalstrang, der bis in den Höcker hineinreicht. Alle Zellen der Samenknospe führen homogenes, dichtes Plasma. — Die Entwicklung der Samenknospe vollzieht sich ziemlich schnell. Die Zellen beider Integumente vergrössern sich, während in ihrem Inhalte feinkörniges Amylum und Doppelkrystalle von oxalsaurem Kalk auftreten. Die Zellen des äusseren Integuments theilen sich durch eine tangentiale Wand in zwei übereinander liegende Schichten und überziehn sich mit einer starken glashellen Cuticula. Die Zellen der obersten Schicht des inneren Integuments theilen sich dagegen unregelmässig durch verticale und tangentiale Scheidewände und bilden so ein parenchymatisches Gewebe (Fig. 11). Von dem Inhalte dieser Zellschicht gilt dasselbe, was soeben von dem Zellinhalt des äusseren Integuments bemerkt wurde. Die Raphe sowohl wie der Höcker verändern sich in gleicher Weise wie die Integumente. Da der mittlere Theil der Samenknospe in Folge des rapiden Wachsthums des Embryosackes sich stark vergrössert, so wird allmählig der Höcker zur Seite gedrängt. — Während der Samenreife nun füllen sich die Zellen der Integumente und der Raphe — mit Ausnahme der untersten Zellschicht des inneren Integuments — mehr und mehr mit Inhaltsflüssigkeit an und erreichen so eine Spannung, der nur durch die Epidermis ein Widerstand geboten wird. Die wichtige Rolle, welches dieses Schwellparenchym beim Freiwerden des Samens spielt, werde ich unten näher besprechen. — Auch mit den Zellen des Knospenkerns ist eine Veränderung vorgegangen. Nachdem durch Querwände Theilungen in den einzelnen Zellen beider Schichten vorgegangen sind, haben

sich nämlich die Zellen derjenigen Schicht, welche dem Embryosack anliegt, stark in die Länge gestreckt, und zwar in senkrechter Richtung zur Längsaxe des Knospenkerns, während die Zellen der oberen Schicht sich parallel zu derselben streckten. Auf diese Weise erhalten wir auf einem Tangentialschnitte das zierliche Bild eines carrirten Musters. Der Inhalt der Zellen ist homogenes Plasma, das oft durch seine Querlage die Zelle wie durch dicke Wände in kurze Theilstücke zerlegt erscheinen lässt (Fig. 12). Die Zellen sind ausserordentlich schmal und lang und verdicken im Laufe der Samenreife ihre Zellwände fast bis zum Verschwinden ihres Lumens. Durch Cuticularisirung ihrer Membranen erhalten sie eine braune Färbung. Sie verändern sich weiter nicht, wohl aber die Zellen derjenigen Integumentschicht, welche ihnen aufliegt. Bevor ich jedoch hierauf näher eingehe, muss ich der Entwicklung des Endosperms gedenken. Letzteres hat sich nämlich, vielleicht weil durch die festen Membranen der Knospenkernzellen in seiner gleichmässigen Ausdehnung gehindert, in horizontalen, parallelen Zonen vorgewölbt, welche durch je zwei Seitenarme nach oben und unten mit einander anastomosiren. Es wechselt demnach Hügel mit Thal ab. Beide sind gleich breit. Da die Zellen des Knospenkerns fest an dem Endosperm anliegen, so zeigt derselbe natürlich dieselbe gewellte Oberfläche. Eigenthümlich nun ist die Entwicklung der untersten Zellschicht des inneren Integuments. In dieser entwickeln sich nämlich nicht alle Zellen gleich, sondern, je nachdem sie auf einem Hügel oder im Thal liegen, verschieden. In ihrer Jugend sind diese Zellen von rundlicher Gestalt und zeichnen sich durch ihre Kleinheit von den Zellen der übrigen Integumentschichten aus. Später treten in den Zellen, welche in einem Thale liegen, Krystalle von oxalsaurem Kalk auf, die mit den Zellen heranwachsen und bei der Reife des Samens fast ihr ganzes Lumen ausfüllen. Die krystallführenden Zellen werden durch gegenseitigen Druck polygonal und erhalten durch locales centrifugales Dickenwachsthum ihrer äusseren Membran auf der Mitte derselben einen mit einem Knöpfchen versehenen feinen Fortsatz, der in die Intercellulargänge hineinragt, welche die darüber liegenden Zellen zwischen sich lassen (Fig. 11). — Anders verhält es sich dagegen mit der Veränderung der Zellen, welche auf einem Hügel liegen. Diese Zellen verdicken einzelne spindelförmige Partien ihrer Seitenwände. Die nicht verdickten Partien quellen auf

und verflüssigen sich zu Gallerte, während die verdickten Partien auf dem Knospenkerne, der späteren Testa, stehn bleiben. Beide Arten von Zellen sollen jedenfalls das Anhaften und somit die Verbreitung des Samens befördern.

Interessant ist das Verhalten beider Zellformen im jugendlichen Zustande gegen Jod. Der Inhalt der krystallführenden Zellen nämlich färbt sich tief violet, während der Inhalt der anderen Zellen sich leicht bräunt. Sollte in den ersteren vielleicht Stärke in Lösung vorhanden sein?

Die Art nun, wie der Same in's Freie gelangt, ist eine sehr eigenthümliche und meines Wissens einzig dastehende im Pflanzenreiche. Obgleich der Hauptsache nach bekannt, verdient der Vorgang doch noch näher geschildert zu werden. Sobald nämlich die Klappen der reifen Fruchtkapsel eintrocknend sich zusammenziehn und von einander trennen, üben sie einen Druck auf das in Spannung befindliche Gewebe der Integumente. Die Epidermis platzt, das Schwellgewebe rollt sich auf, wird aber durch die sich schnell wieder zusammenziehende Epidermis wieder eingerollt. Durch diesen mit grosser Schnelligkeit und Gewalt verlaufenden Vorgang wird der Same herausgeschleudert. Das elastische Säckchen zeigt hier und da, nachdem es den Samen entlassen, noch Stärkekörnchen im Innern seiner Zellen; die Doppelkrystalle von oxalsaurem Kalk sind dagegen verschwunden. Es ist dies einigermassen auffallend, da man eher das umgekehrte Verhältniss erwarten sollte. Auch die Spiralgefässe lassen sich noch nachweisen. Terviranus lässt in seinem schon oben angeführten Aufsatze: „Ueber die Frucht und den Samenbau von Magnolia“ [1]) das elastische Säckchen von Oxalis, welches er beiläufig erwähnt, aus dem äusseren Integumente allein entstehen; eine Ansicht, welche mit meinen Beobachtungen nicht übereinstimmt. Das Säckchen als Arillus zu bezeichnen, wie er es thut, ist nicht zulässig, da man unter diesem Namen nur eine dritte Hüllhaut versteht, welche meistens später als die Integumente sich entwickelt.

Der Same von Oxalis Valdiviensis Bert. — und mit ihm stimmen die Samen von O. stricta L. und O. corniculata L. im Allgemeinen überein — ist oval, flach und von brauner Farbe. Unter der Lupe lassen sich die oben besprochenen Hügel und Thäler leicht erkennen.

[1]) Botanische Zeitung 1858, pag. 359.

Seine Testa wird hauptsächlich durch die verdickten Zellen des Knospenkerns gebildet. Führt man einen Querschnitt durch dieselbe, so trifft man die Zellen der untersten Knospenkernschicht der Länge nach, die der oberen durchschneidet man in der Quere. Den Letzteren liegen in den Thälern die krystallführenden Zellen mit ihren in geknöpfte Fortsätze verdickten Aussenwänden auf, während die Hügel mit den spindelförmigen Ueberresten der verflüssigten Zellen besetzt sind.

Von den bisher genannten Samen der Gattung Oxalis weicht der von O. Acetosella L. sehr ab. Nicht nur ist derselbe bedeutend grösser als diese, sondern er besitzt auch Hügel, die nicht horizontal, sondern vertical auf der Samenschale verlaufen. Die krystallführenden Zellen zeigen bei ihm nicht jene geknöpften Fortsätze, und eben so wenig sind die spindelförmigen Verdickungen der sich verflüssigenden Zellen auf den Hügeln vorhanden.

In der Familie der

Solaneen

sind es hauptsächlich die Epidermiszellen der Samenknospe, welche unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen werden. Die übrigen Schichten des einen, dicken Integuments des amphitropen Ovulums zeigen eine sehr einfache Entwicklung, welche bei allen Gattungen dieser Familie gleich verläuft. Bei der Grössenzunahme der Samenknospe findet eine starke Vermehrung der Zellen dieser Schichten durch unregelmässige Theilung statt. Sie füllen sich reichlich mit Stärke, welche später bei der Samenreife wahrscheinlich zur Verdickung der Wände der Epidermiszellen verwandt wird. Im reifen Samen fanden wir nämlich diese Zellschichten durch das stark entwickelte, ölhaltige Endosperm zu einer dünnen meist bräunlichen Lage zusammengepresst, welche erst nach Zusatz von Kali aufquillt und dann ihre zellige Structur erkennen lässt. — Die Zellen des einschichtigen Knospenkernes zeichnen sich im jugendlichen Ovulum durch ihre Grösse von den Integumentzellen aus, später durch ihren dichten Plasmainhalt und Mangel an Stärke. Auf dem Querschnitt der reifen Samenschale bilden sie in den meisten Fällen eine sehr in's Auge fallende Lage von runden bis viereckigen Zellen, deren Membran wenig verdickt und gebräunt ist. Betrachten wir dagegen die Entwicklung der Epidermiszellen, so finden wir eine sehr grosse Mannigfaltigkeit hierin bei den ein-

zelnen Gattungen, nicht selten sogar bei den einzelnen Arten. Dieselbe ist meistens höchst eigenthümlich und giebt einen nicht unwichtigen Beitrag zu dem Leben der Pflanzenzelle. Die Ausbildung der Epidermiszellen erfolgt verhältnissmässig spät, gewöhnlich nämlich erst, wenn der Same seine völlige Grösse erreicht hat. Nur an der Weichheit und hellen Färbung seiner Testa erkennt man, dass er noch nicht die endliche Reife erlangt hat.

Beginnen wir mit der Entwicklungsgeschichte der sonderbarsten und zugleich interessantesten Form, welche uns die Familie der Solaneen in den Epidermiszellen der Samenschale von Datura bietet.

Bei dieser Gattung zeichnet sich schon frühzeitig die Epidermis durch die Grösse ihrer Zellen vor den Zellen der übrigen Integumentschichten aus (Fig. 13). Ihre Zellen sind etwas länger als breit und besitzen einen dichten Inhalt von homogenem Protoplasma. In der Folge vergrössern sich die Epidermiszellen, indem sie besonders stark in tangentialer Richtung wachsen, bedeutend (Fig. 14) und greifen wellig in einander. Während sie ihre Aussenwände ganz beträchtlich verdicken, gehn dieselben bald so in einander über, dass sie eine continuirliche, homogene, glashelle Schicht bilden, welche den Samen gleichmässig überzieht. Man könnte diese Schicht auf den ersten Blick für eine Cuticula halten, doch widerspricht dem ihr Verhalten gegen chemische Reagentien. Sie quillt nämlich leicht in Wasser, sehr rapid in Kali und färbt sich nach Zusatz von verdünnter Schwefelsäure und Jod bis auf eine feine äussere Schicht, welche sich leicht bräunt, schön blau. Sie besteht demnach mit Ausnahme jener gebräunten Schicht, welche cuticularisirt ist, aus reiner Cellulose. Im späteren Verlaufe ihrer Entwicklung — der Same hat schon seine volle Grösse erreicht — bemerkt man nun an den verdickten Aussenwänden eine Veränderung, welche für die endliche Form der Zelle von grosser Wichtigkeit ist. Auf der inneren, nicht cuticularisirten Seite der Wand nämlich haben sich durch ungleiches Dickenwachsthum der Cellulosemembran grosse Tüpfel gebildet, welche den Rand der Zelle umgeben (Fig. 15). Indem diese Tüpfel mit denen der benachbarten Zellen ineinander greifen, bleibt oft nur ein feiner Cellulosestreif zwischen ihnen bestehen, so dass auf einem tangentialen Schnitt die Aussenwand der Epidermis wie stark durchlöchert erscheint. Bei wenig weiter ent-

wickelten Samenschalen finden wir in den ersten Tüpfeln zahlreiche, secundäre entstanden, welche in Folge ihrer Entstehung natürlich in höher gelegenen Schichten liegen müssen, wie die ersten (Fig. 16). Das Bild einer von oben gesehenen Epidermis wird hierdurch zu einem sehr complicirten. Klarer wird dem Beschauer die Structur derselben auf einem Querschnitt. Hier bieten sich ihm die Tüpfel, von den Seitenrändern ausgehend, als Höhlungen in der verdickten Aussenwand in verschiedener Höhe dar (Fig. 17). Sehr eigenthümlich nun ist die Rolle, welche diese Tüpfel bei der endlichen Ausbildung der Epidermiszellen spielen. Die unterste Schicht der Aussenwand nämlich, desgleichen diejenigen Cellulosepartien, welche die secundären Tüpfel umgeben, werden cuticularisirt und färben sich braun, während die übrigen Theile der Membran ihre frühere chemische Beschaffenheit beibehalten und auch noch am reifen Samen als aufquellende Schicht sich zu erkennen geben. Fluckiger [1]) nennt diese Schicht „ein zartes glashelles Oberhäutchen", ohne sich weiter über das Wesen dieses „Oberhäutchens" auszulassen. Berg [2]) ignorirt sie in seiner Beschreibung vom anatomischen Bau des semen Stramonii völlig, während er sie in seiner Abbildung andeutet.

Durch die starke Cuticularisirung der Membranpartien, welche die Tüpfel umgeben, entstehen nun Zacken am oberen Theile der Epidermiszellen, welche mit den Zacken der benachbarten Zellen ineinander greifen und so der Samenschale eine grosse Festigkeit geben (Fig. 18). Berg hat in seiner schon oben erwähnten Abbildung die Zacken fortgelassen. Auf die sonstigen Mängel seiner Abbildung werde ich unten noch einmal zurückkommen.

Während die Aussenwand der Epidermiszellen die besprochenen Veränderungen erfuhr, sind auch die anderen Wände der Zellen nicht in ihrer Entwicklung stehn geblieben. Sie haben sich stark verdickt. Besonders gilt dies von den Seitenwänden, bei denen jedoch die Verdickung sich nicht gleichmässig in allen ihren Theilen vollzogen hat (Fig. 17). Sie ging besonders stark im mittleren Theile desselben vor sich. Im reifen Samen ist von dem Lumen der Epidermiszellen nur noch wenig vorhanden, und zwar nur im

[1]) Flückiger: Lehrbuch der Pharmacognosie des Pflanzenreichs. Berlin 1867, pag. 681.

[2]) Berg: Anatomischer Atlas zur pharmazeutischen Waarenkunde. Berlin 1865, pag. 93 und Tab. XXXXVII Fig. 127.

oberen und unteren Theil der Zelle. Beide Lumina verbindet ein enger Kanal. Da die Fussenden der Zellen sich tief buchtig in einander schieben, sich überhaupt stärker entwickeln als die übrigen Theile der Zelle, so erhält man auf einem Querschnitt selten das untere Lumen, sondern anstatt seiner gewöhnlich ein Stück des Fusses der benachbarten Zelle. — Betrachtet man die untere Fläche einer Epidermiszelle, welche man durch SCHULTZE'sche Maceration aus dem Verbande mit den übrigen Epidermiszellen des reifen Samens gelöst hat, so erinnert sie lebhaft an die verzweigten Bastzellen von Abies pectinata (Fig. 19). Wie dort, so ist auch hier die concentrische Schichtung der verdickten Seitenwände sehr schön zu erkennen. Auf dem Längsschnitt der Zelle bemerkt man parallele Porenkanäle horizontal den äusseren Theil der Seitenwände durchziehen. Der innere Theil erscheint durch die eben erwähnte Schichtung längsgestreift. Ferner verlaufen vereinzelte feine Porenkanäle der Länge und der Quere nach die Seitenwände. Sehr schön lässt sich dies an isolirten Zellen im optischen Längsschnitt erkennen, welche einige Zeit in Glycerin gelegen haben. Dies System von zum Theil unregelmässig verlaufenden Porenkanälen macht es sehr schwer, eine genaue Wiedergabe der statthabenden Verhältnisse zu ermöglichen. In Fig. 20 u. 21 habe ich, so gut ich es vermochte, eine Darstellung von der Structur dieser Zellen bei Datura quercifolia H. B. zu geben versucht. Die schon oben erwähnte Abbildung (D) BERG's zeigt uns die Zellen nicht der Länge nach durchschnitten, sondern nur angeschnitten. Man sieht eine völlig erhaltene Seitenwand mit ihren querverlaufenden Porenkanälen. Wie jedoch BERG die Seitenwände so wenig verdickt finden konnte, wie er sie abbildet, ist mir unerklärlich.

Behandelt man den Querschnitt einer reifen Samenschale mit verdünnter Schwefelsäure und Jod, so färbt sich die Cuticula rothgelb, die unter ihr liegenden Cellulosepartien blau und die Zacken am Rande der Zelle schmutzig blau, während die verdickten Seitenwände eine rothbraune Farbe annehmen. Die schmutzig blaue Färbung der Zacken rührt von der nicht völligen Cuticularisirung derjenigen Cellulosepartien her, welche die Tüpfel der jugendlichen Membran umgaben. Das Parenchym unter den Epidermiszellen erhält dieselbe Färbung wie die Zacken. —

Die Figur 21 zeigt ausser den besprochenen Eigenthümlichkeiten

zugleich die Grössenverschiedenheit der Epidermiszellen. Hierauf beruht die verschiedene Nivellirung der Samenschale. Die Höcker und Leisten nämlich, welche die Testa von Datura Stramonium L., D. quercifolia H. B. und D. Tatula L. zieren, werden durch besonders gross entwickelte einzelne Zellen resp durch eine Anzahl von ihnen gebildet. Die feinere Punktirung des Samens rührt daher, dass die quellbare Cellulose über jeder einzelnen Zelle sich in den Napf, welchen gewissermassen die Zacken derselben bilden, beim Eintrocknen eingesenkt hat. Bei Datura Metel Roxb. Wall. sind die Epidermiszellen nur auf der Kante des plattgedrückten Samens besonders gross entwickelt, die Seiten sind frei von allen Höckern und Leisten und zeigen nur die einfache Punktirung.

Die Farbe des Samens wird nebst der braunen oder gelben Färbung der verdickten Wände der Epidermiszellen noch durch den Inhalt derselben bedingt. Bei Datura Stramonium L. z. B. ist in den Luminen der Zacken und im Lumen der Zellen ein schwarzes Pigment enthalten, welches ich für die veränderten Ueberreste des plasmatischen Inhaltes ansprechen möchte. — Der weissliche Fleck in der Mikropylegegend des reifen Samens ist die Ansatzstelle des abgestorbenen Funiculus, von dem noch ein Zellenrest sich erhalten hat.

Im Bau ihrer Samenschalen repräsentirt die Gattung Datura gewissermassen eine Gruppe für sich. Anders verhält es sich hierin mit den übrigen Solaneen. Bei ihnen können wir verschiedene Gattungen, welche im Bau ihrer Testen Gemeinsames haben, zu Gruppen zusammenstellen.

Am nächsten stehen dem genus Datura hierin die Gattungen Capsicum und Physalis. Bei ihnen nämlich erstreckt sich die starke Verdickung der Seitenwände bis zur quellbaren, wenig verdickten Aussenmembran (Fig. 22). Hierdurch unterscheiden sich die genannten Gattungen sehr scharf von den noch anzuführenden Gruppen. Bei ihnen fehlen die Zacken am oberen Rande der Zelle, welche die Gattung Datura so auszeichnet. Auch sind bei ihnen die Epidermiszellen — in der Flächenansicht — länger und nicht in dem Masse wellig und buchtig ineinander gebogen, wie dies bei Datura stattfand. Desgleichen fehlen die Porenkanäle in den verdickten, gelbgefärbten Wänden, welche jedoch schön die Schichtung zeigen Das Lumen der Zellen ist verhältnissmässig gross und in sofern beachtenswerth, als beim Aus-

trocknen die Aussenwand in dasselbe hineinsinkt und so das punktirte Aussehn der Samenschale verursacht.

Untereinander weichen die beiden genannten Gattungen dadurch von einander ab, dass die Epidermiszellen von Capsicum schon im sehr frühen Stadium eine netzartige Verdickung ihrer unteren Wand und der Seitenwände zeigen, welche sich erhält und cuticularisirt wird. Auf dem Querschnitt der Testa erscheinen uns deshalb die verdickten Wände mit Zapfen besetzt, während sie bei der anderen genannten Gattung glatt sind (Fig. 23).

Während die Samen von Capsicum annuum L. platt gedrückt sind und an ihren Kanten besonders gross entwickelte Epidermiszellen zeigen, sind die Samen von Physalis Alkekingi L. und Ph. pubescens L. weniger hierdurch ausgezeichnet. Die Farbe der genannten Samen ist gelb. Sie wird durch die gelbgefärbten, verdickten Seitenwände der Epidermiszellen bedingt.

Einen Uebergang von der eben besprochenen Gruppe zu der nächstfolgenden bildet die Gattung Solanum. Bei ihr ist nämlich nur der untere Theil der Seitenwände der Epidermiszellen gleichmässig verdickt, der obere dagegen nur in parallelen Längsstreifen (Fig. 24). So steht sie denn in der Mitte zwischen der zuletzt aufgeführten Gruppe und der folgenden, bei der nur der untere Theil der Seitenwände allein verdickt wird.

Die Entwicklungsgeschichte der Epidermiszellen der Testa von Solanum nigrum L. ist sehr einfach und bietet nichts Besonderes. Im jugendlichen Zustande ist die Samenknospe von einer Gallerthülle umgeben, welche sich aus den äusseren Schichten der Aussenwand der Epidermiszellen gebildet hat. Letztere zeichnen sich durch ihre Grösse von den übrigen Integumentzellen aus. Ihr Inhalt ist homogenes Plasma mit vereinzelten Stärkekörnchen und einem grossen Zellkern. Die Aussenmembran wird wenig verdickt. Später schieben sich die Zellen wellig in einander und verdicken zunächst nebst ihrer untersten Wand den unteren Theil ihrer Seitenwände, darauf in parallelen Streifen den oberen Theil derselben. Während bei Solanum nigrum L. und S. tuberosum L. diese Streifen gleich stark von unten nach oben verlaufen, spitzen sie sich bei Solanum Dulcamara L. nach oben pfriemlich zu (Fig. 24).

Die verdickten Wände zeigen eine concentrische Schichtung. Solanum Pseudo-Capsicum L. steht zwischen Capsicum und den bisher

genannten Solanum-Arten, was den Bau der Epidermiszellen seiner Testa anlangt. Die Verdickung der Seitenwände reicht bei dieser Solanum-Species höher hinauf als bei den anderen. Ferner ist die Verdickung der oberen Partien der Seitenwände nicht streifig, sondern netzig. An den Kanten des Samens sind die Epidermiszellen grösser, ihre Seitenwände fast bis zur Aussenwand verdickt. So sehen wir, rechtfertigt auch der Bau der Testa völlig den Namen: Solanum Pseudo-Capsicum.

Die Pulpa der Frucht wird bei Solanum nicht, wie dies z. B. bei den Ampelideen stattfindet, welche ich hierauf untersuchte, von dem oberen Theile des Integuments gebildet, sondern durch Fortsätze, welche sowohl aus der axilen Placenta als auch aus der Fruchtknotenwand hervorgehen, zwischen die einzelnen Ovula eindringen und später saftig werden. Dieselben umschliessen bei der Reife wie ein Mantel den Samen und scheinen beim Oeffnen der Frucht mit diesem so innig verwachsen zu sein, dass sich Einem die Annahme leicht aufdrängen kann, die den Samen umgebende Pulpa sei aus letzterem entstanden.

Die vierte Gruppe wird durch die Gattungen Hyoscyamus, Scopolia, Atropa, Nicandra, Petunia und Nicotiana gebildet.

Bei ihnen bleibt der obere Theil der Seitenwände der Epidermiszellen völlig unverdickt, der untere verdickt sich dagegen stark, wird gelb oder bräunt sich, und zeigt, wie bei den schon oben genannten Gattungen, eine deutliche concentrische Schichtung (Fig. 25). Da der obere nichtverdickte Theil der Seitenwände beim Eintrocknen collabirt und der dunkle, grumöse Zellinhalt ihn oft verdeckt, so haben ihn Diejenigen, welche die Samenschale von Hyoscyamus abbilden und beschreiben, bisher gänzlich übersehen. So lässt Berg [1]) die Verdickung der Seitenwände sich bis zur Aussenwand erstrecken. Flueckiger [2]) begeht ausser diesem Irrthum noch andere. Er lässt nämlich das Zelllumen von einer vielgeschichteten Cuticula völlig ausfüllen. Von dem grumösen Zellinhalt, der grade bei Hyoscyamus so sehr in's Auge fällt, ist nichts in seiner Abbildung zu sehen. Mit welchem Rechte ausserdem Flueckiger die zusammengepresste Schicht unter der Epidermis als „Samenschale" bezeichnet, vermag ich mir nicht zu erklären. Ebenso wenig ist mir seine Figur 30 als „Quer-

[1]) l. c. Tab. XXXXVII, Fig. 126.

[2]) l. c. pag. 49. Fig. 28 A und Fig. 30.

schnitt durch Fig. 28 A" erklärlich, da Fig. 28 A schon ein Querschnitt ist. Im zweiten, „stärker vergrösserten" Querschnitt fehlt nun aber so Manches, was der erste bei schwächerer Vergrösserung aufweist. So ist z. B. die oben besprochene Cuticula von viel geringerer Dicke und die zusammengepresste Schicht c von Fig. 28 A fehlt ganz; ferner ist in dem „stärker vergrösserten" Querschnitt die Schichtung der verdickten Membranen der Epidermiszellen bei weitem nicht so zahlreich wie in dem schwächer vergrösserten der Fig. 28 A. Das sind Widersprüche, für die ich trotz allen Nachdenkens keine Erklärung finden kann.

Die Entwicklungsgeschichte der Samenschalen von den Vertretern der letzten Gruppe bietet nichts Erwähnenswerthes, nachdem ich die der beiden ersten Gruppen ausführlich besprochen. Unter einander weichen die genannten Gattungen nur wenig ab. So unterscheidet sich Nicandra physaloides Gaert. von Hyoscyamus niger L. im Bau ihrer Samenschale dadurch, dass die Seitenwände ihrer Epidermiszellen im unteren Theil stärker verdickt und ausgezackt sind, als dies bei Hyoscyamus der Fall ist. Während Atropa Belladonna L., Scopolia lurida Dun. und S. orientalis Dun. im Bau ihrer Testa dem Hyoscyamus im Wesentlichen gleichen, ist Nicotiana Tabacum L. und N. rustica L. durch die gebräunte Aussenwand der Epidermis von diesen verschieden. Petunia nyctaginiflora Juss. ist im Bau ihrer Samenschale eine Hyoscyamus im Kleinen. — Die Samen der in dieser Gruppe aufgeführten Pflanzen sind meist klein, flach und von brauner bis schwarzer Farbe. Letztere wird theils durch die gebräunten Zellmembranen, theils durch den dunklen und grumösen Inhalt der Epidermiszellen hervorgerufen. Das punktirte Aussehn des Samens beruht auf dem schon mehrfach erwähnten Einfallen der Aussenwände der Epidermiszellen.

Die letzte Gruppe bildet die Gattung Lycopersicum, von der ich die Arten L. esculentum var. cerasiforme Mill., L. esculentum var. pyriforme Dun. und L. Humboldtii Dun. untersuchte. Ihre Samenschale ist von den bisher genannten Solaneen sehr verschieden. Die Epidermiszellen der Testa sind hier zu langen Haaren ausgewachsen, deren Wände stark verdickt sind. Die Entwicklung derselben verfolgte ich in den Samenknospen von Lycopersicum esculentum var. cerasiforme Mill. Hat die Frucht dieser Pflanze die Grösse einer Flintenkugel erreicht, so ist von einer Haarbildung oder einer Ver-

dickung noch nichts an den Epidermiszellen des einen Integuments zu bemerken. Der Inhalt dieser Zellen ist farbloses Plasma mit kleinen Stärkekörnchen. Später werden die Zellen an ihrer Basis wellig und verdicken sich dort stark. Nachdem dies erfolgt ist, lösen sich die prismatischen, langgestreckten Zellen aus dem gemeinsamen Verbande los, ziehen sich zusammen, verdicken ihre Wände und bilden dann so jene für die Gattung Lycopersicum so charakteristischen Haare. Letztere sind an den Kanten des plattgedrückten Samens von besonderer Grösse. Unterschiede im Bau der Samenschale der einzelnen Lycopersicum-Arten konnte ich nicht auffinden.

Die Pulpa der reifen Frucht wird hier nur von der axilen Placenta gebildet, welche zwischen die einzelnen Samenknospen hineinwächst, diese umschliesst und später saftig wird.

In der Familie der

Convolvulaceen

entwickeln sich die einzelnen Schichten des einen dicken Integuments des hemamphitropen Ovulums sehr verschiedenartig. Während es in den oben besprochenen Familien die Epidermis des äusseren resp. des einen Integuments oder — wie bei Oxalis — des Knospenkerns war, welche den Hauptantheil an der Bildung der Samenschale übernahm, so ist es in dieser Familie die dritte Schicht des einen Integuments.

Führen wir einen Querschnitt durch eine Samenknospe, welche wir aus dem Fruchtknoten einer zum Aufbrechen bereiten Knospe von Convolvulus elongatus Willd. entnehmen, so finden wir die drei obersten Schichten des Integuments aus kleinen, fest aneinanderschliessenden, prismatischen Zellen zusammengesetzt (Fig. 26). Die Zellen der Epidermis sind etwas länger als breit und bauchen sich nach aussen ein wenig vor. Während die zweite Schicht aus langen, schmalen Zellen zusammengesetzt ist, sind die Zellen der dritten Schicht im Querschnitt völlig quadratisch. Im Tangentialschnitt sind die Zellen der genannten Schichten polygonal, die der dritten Schicht meist sechseckig. Ihr Inhalt ist farbloses Plasma; später färbt sich das der Epidermiszellen grün und bildet Stärkekörner, welche ebenso wie in den Zellen der beiden unteren Schichten zerstreut auftreten. Der übrige Theil des dicken Integuments besteht aus mehr oder weniger abgerundeten Zellen, welche um ein Mehrfaches die Zellen der drei obersten Schichten an Grösse übertreffen.

Ihr Inhalt ist farbloses Plasma, welches sehr reichlich Stärke bildet. Nach Zusatz von Kali färbt es sich nicht, während der homogene Inhalt der drei oberen Schichten eine gelbe Färbung annimmt. Letztere Reaction habe ich öfter beobachtet, und scheint dieselbe jugendlichen Zellen eigen zu sein, in denen sich Veränderungen, wie Theilungen oder Wandverdickungen, vorbereiten. Im Laufe der Samenreife verlieren die unteren schwammigen Gewebepartien ihren Stärkereichthum. Letzterer wird zur Verdickung der Wände theils der dritten Zellschicht, theils des Knospenkerns verwandt. Dieser wird dadurch und durch das Eintrocknen seines plasmatischen Inhalts zum Perisperm. Den körnigen Inhalt der reifen Perispermzellen glaube ich wenigstens für einen plasmatischen ansprechen zu dürfen, denn er färbt sich durch Zusatz von Jod braun. Die verdickten, glashellen, das Licht stark brechenden Wände der Perispermzellen quellen in Wasser stark auf, und ihre Gallerte spielt gewiss bei der Ernährung des jugendlichen Pflänzchens eine wichtige Rolle.

Unterdessen ist in den drei oberen Schichten auch eine bedeutende Veränderung vorgegangen (Fig. 27). Dieselbe macht sich am frühsten an den Zellen der dritten Schicht bemerkbar. Diese strecken sich bedeutend in tangentialer Richtung zur Oberfläche der Samenknospe und theilen sich darauf mit einzelnen Ausnahmen durch eine Querwand, welche im untersten Viertel der Zelle auftritt, in zwei über einander liegende Schichten. In der Mikropylegegend strecken sich die Zellen besonders stark und erfahren eine drei- bis vierfache Theilung. Die Wände der Prismenzellen verdicken sich stark, während sie sich leicht bräunen; die der unteren verdicken sich bis zum Verschwinden des Lumens. In der oberen Prismenschicht bleibt nur ein enger Kanal im mittleren Theil der Zelle bestehen. Mit ihm communiciren feine einfache, selten verzweigte Porenkanäle, welche in grader Richtung nach je einer Seite oder je einer Ecke der Zelle verlaufen (Fig. 28). Auf dem Querschnitt sind dieselben nicht sichtbar, auf einem Tangentialschnitt dagegen fallen sie sogleich in's Auge. Im Laufe der Verdickung der Wände bemerkt man am oberen Ende der obersten Prismenschicht eine helle Lichtlinie, welche, je weiter die Verdickung fortschreitet, um so deutlicher und schärfer über dem Lumen der Zellen hervortritt (Fig. 29 l.) Es ist dies dieselbe optische Erscheinung, welche man bisher an allen ähnlichen Prismenschichten der Frucht- und Sa-

menschalen verschiedener Pflanzen bemerkte Schleiden bildet sie in seinem Aufsatze: „Ueber das Albumen“ an der Prismenschicht verschiedener Leguminosen-Testen ab. Er nennt sie sonderbarer Weise (auf Seite 79 in der Erklärung zu Figur 80) die zweite Schicht der „äusseren, unorganisirten Lage“ der Epidermis. Neuerdings hat Russow [1]) das Auftreten einer gleichen Lichtlinie in der Prismenschicht von Marsilia- und Pilularia-Fruchtschalen näher besprochen, welche vor ihm schon Mettenius [2]) und Hanstein [3]) zu erklären versucht hatten. In einer Anmerkung knüpft er hieran die Mittheilung, dass er dieselbe optische Erscheinung an den Palisadenzellen der Samenschalen von den Papilionaceen, Mimoseen und Cannaceen beobachtet habe. Der Erklärung, welche Russow von dieser Lichtlinie giebt, kann ich mich nach meinen Untersuchungen völlig anschliessen. Dieselbe geht dahin, dass „wahrscheinlich die Substanz der Membran an der Stelle der Lichtlinie dichter, wasserärmer ist.“ Die Annahme, die Hanstein in Betreff des Lichtstreifs in der Prismenschicht von der Pilularia-Fruchtschale ausspricht, dass dort, wo der Lichtstreif verlaufe, eine Scheidewand die Zelle durchsetze, dürfte ausserdem durch die Entwicklungeschichte der Prismenzellen widerlegt sein. — Bei Quamoclit luteola Don., wo die farblose Prismenschicht besonders breit ist und eine doppelte Lichtlinie sehr scharf und hell hervortritt, untersuchte ich die Prismenzellen in ihrem Verhalten zum polarisirten Licht und fand, dass die obere Zelle, in der die Lichtlinien verlaufen, besonders lebhafte Farben ohne Einschalten der Gypsplatte) zeigte. Die Lichtlinien waren roth; über den Lichtlinien erschien die Membran der Zelle an ihrem oberen Ende blau, dann grün; unter den Lichtlinien war sie violett, grün und blau gefärbt. Die untere kleinere Zelle erschien dagegen in unrein violetter und blauer Färbung. Demnach sind die Membranen der oberen Zellen stärker anisotrop als die unteren, welche durch keine Lichtlinie ausgezeichnet sind. Dasselbe fand Russow bei den Prismenzellen der Marsilia-Fruchtschalen. Wie sich die Prismenzellen der Papilionaceen, Cannaceen und Mimoseen zum polarisirten Licht verhalten,

[1]) l. c.

[2]) Mettenius. Beiträge zur Kenntniss der Rhizocarpeen. Frankfurt a. M. 1846.

[3]) Hanstein. Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata. 1866.

scheint Russow nicht untersucht zu haben. Der Umstand, dass die Lichtlinie die complementäre Farbe der übrigen Membran zeigt, ist, um die Worte Russow's anzuführen, „ein Umstand, der zu Gunsten der Voraussetzung einer Querscheidewand spricht, doch nicht minder die Annahme einer Verschiedenheit der Molecularstructur unterstützt." — Noch klarer trat die Natur der Lichtlinien bei Quamoclit luteola Don. nach Zusatz von Jod und Schwefelsäure hervor. Die Prismenzellen färben sich zuerst hellgelb, die Lichtlinien ein wenig dunkler. Nach längerer Einwirkung der Reagentien trat eine blaue Färbung in den Prismenzellen unterhalb der Lichtlinien auf, welche sich nach einiger Zeit auch den oberen Zellpartien und den Lichtlinien mittheilte. Während nun die übrigen Membranpartien der Prismenzellen sehr rasch aufquollen, lösten sich diejenigen Stellen, in denen die Lichtlinien verliefen, sehr langsam. Dasselbe beobachtete ich auch an den Prismenzellen von Convolvulus elongatus Willd., in denen nur eine Lichtlinie verläuft. Auf sehr feinen Schnitten konnte ich hier auf Zusatz von Jod deutlich erkennen, wie die Lichtlinie in kleine Theilstücke sich zerlegte, von denen je zwei auf eine Zelle kommen. Zwischen beiden verläuft als feine Linie das Lumen der Zellen. Noch deutlicher als bei Convolvulus elongatus Willd. erkennt man dies Verhältniss bei Hibiscus trionum L. (Fig. 38). Auch in der Prismenschicht der Malvaceen-Testen nämlich haben wir eine Lichtlinie zu verzeichnen, welche jedoch in sofern von derjenigen der Convolvulaceen in ihrer Natur abweicht, als sie nicht von dichteren Stellen in der Membran bedingt wird, sondern ihre Ursache in der Cuticularisirung von Membrantheilchen findet. Wir werden unten noch einmal hierauf zurückkommen, wenn wir die Testen der Malvaceen speciell besprechen.

Die zweite Schicht hat sich in ihren einzelnen Zellen ebenfalls sehr verändert. Es sind in ihnen wiederholte Theilungen durch Scheidewände eingetreten, welche parallel zur Längsachse des Samens verlaufen (Fig. 29). Auf dem Querschnitt einer reifen Samenschale erblickt man deshalb in der zweiten Schicht sehr kleine, unregelmässig viereckige Zellen aneinander gereiht, während diese Schicht auf dem Tangentialschnitt als aus langgestreckten und sehr dünnen Zellen zusammengesetzt erscheint. Ihre Membranen sind gebräunt, doch nicht verdickt.

Die Epidermis entwickelt sich verhältnissmässig spät; erst, wenn die übrigen Zellpartien sich ausgebildet haben. Es lässt sich vermuthen, dass dies in der Assimilation ihres Chlorophylls begründet ist, welche für die übrigen Gewebe möglichst lange erhalten bleiben muss. In der verschiedenartigen Ausbildung der Epidermis werden wir für die einzelnen Gattungen, ja für die Species des Genus Convolvulus, charakteristische Unterschiede finden.

Nachdem bei Convolvulus elongatus Willd. die Epidermiszellen schon in ihrer Jugend eine feine Cuticula erhalten haben, welche sich nach Zusatz von Kali ablöst, erheben sich beim Schluss der Samenreife zerstreute Gruppen von gewöhnlich 10 bis 11 Zellen durch tangentiales Wachsthum über die Samenschale empor. Die mittelste Zelle von ihnen ist die höchste; von ihr aus nehmen die Zellen an Grösse allmählig wieder ab. Hat sich dies vollzogen, so verdicken diese Zellen, gleich den anderen Epidermiszellen, ihre Wände ein wenig, etwas stärker an der Aussenseite. Sie erhalten feine Porenkanäle und färben sich braun. Nach Zusatz von verdünnter Schwefelsäure und Jod nimmt die Cuticula der Epidermiszellen eine rosenrothe Farbe an; die verdickten Wände färben sich bräunlich-blau. Letzteres ist ein Beweis dafür, dass noch Reste von uncuticularisirter Cellulose vorhanden ist.

Nach der Structur ihrer Samenschalenepidermis lassen sich die Gattungen der Convolvulaceen in zwei Gruppen zusammenstellen. Die erste wird von der Gattung Convolvulus gebildet, in der mit Ausnahme von C. sepium L. alle die von mir untersuchten Species (C. undulatus Cav., C. pseudosiculus Cav., C. tricolor L., C. pentapetaloides L.) die gleichen Zellhöcker, wie ich sie bei Convolvulus elongatus Willd. beschrieb, auf ihrer Testa erkennen lassen. Auch sonst stimmen sie mit dieser Species im Bau ihrer Samenschale überein. Convolvulus sepium L. unterscheidet sich dadurch von ihnen, dass ihm die Zellhöcker auf der Testa fehlen. Die tiefdunkle Farbe erhält sein Samen dadurch, dass nicht allein — wie bei den oben genannten Arten — die Membranen der Epidermiszellen gebräunt sind, sondern die letzteren auch noch einen tief dunkelbraunen Inhalt führen.

Die zweite Gruppe wird von den Gattungen Pharbitis, Ipomaea und Quamoclit repräsentirt. Bei ihnen sind entweder alle oder zerstreute Epidermiszellen zu Papillen ausgewachsen, welche jedoch

durch ihre verschiedene Gestaltung wieder die einzelnen Gattungen von einander unterscheiden lassen. Der Same erscheint durch diese Papillen wie mit hellen, feinen Schüppchen oder Härchen besetzt. Während bei Pharbitis hispida Choisy sich alle Zellen der Epidermis zu cylinderförmigen Papillen erheben, haben sich bei Ipomaea verrucipes Chois. und I. sibirica Jacq. einzelne Epidermiszellen zu runden, blasigen Papillen ausgestülpt. Bei der ersten Gattung ist ausserdem die Prismenschicht braun tingirt, während sie bei der zweiten farblos ist. Von Pharbitis hispida Choisy und Ipomaea unterscheidet sich Quamoclit luteola Don. wieder dadurch, dass die Papillen, in die sich alle Epidermiszellen ausgestülpt haben, zugespitzt sind. Die zweite Schicht der Testa besteht aus breiten und längeren Zellen, als sie Convolvulus aufzuweisen hat. Von der bei dem Samen dieser Gattung besonders schön entwickelten, farblosen Prismenschicht habe ich schon oben gesprochen. Dieselbe zeichnet sich vor der der anderen oben besprochenen Samen dadurch aus, dass sie breiter ist und in der Mikropylegegend aus vier bis fünf übereinander stehenden Zellen besteht. Unter ihr liegen zwei Reihen von grosszelligen Parenchym, an die sich erst das zusammengedrückte Gewebe anschliesst.

Die Entwicklungsgeschichte der Samenschalen in der Familie der Malvaceen

bietet sehr viel Aehnliches mit der zuletzt bei Convolvulus beschriebenen. Auch hier haben wir eine Prismenschicht zu verzeichnen, welche sich ebenfalls aus der dritten Schicht der Samenknospe bildet. Der Bau der letzteren unterscheidet sich jedoch von der, welche wir soeben bei den Convolvulaceen besprachen, dadurch, dass er amphitrop ist und zwei Integumente besitzt.

Führen wir einen Querschnitt durch das Ovulum, welches wir dem Fruchtknoten einer eben aufgeblühten Blume von Malope trifida Cav. entnehmen, so finden wir die einzelnen Schichten der beiden Integumente erst wenig von einander differenzirt (Fig. 30). Dieselben schliessen fest aneinander und erscheinen auf dem Querschnitt als kurze, prismatische Zellen, welche in dem äusseren Integument etwas in die Länge gestreckt sind, in dem inneren dagegen eine fast quadratische Form besitzen. Die Epidermiszellen haben sich leicht ausgebaucht und eine dünne Cuticula erhalten. Mehr als durch ihre Form unterscheiden sich die Zellschichten

durch ihren Inhalt von einander. Der des äusseren Integuments ist bedeutend heller als der des inneren. In dem letzteren ist besonders die zweite Schicht reichlich mit dichtem Plasma angefüllt. Alles dies deutet darauf hin, dass wir im inneren Integument eine bedeutendere Veränderung in der Folge wahrnehmen werden als im äusseren.

Der Knospenkern besteht aus einem zuerst fest aneinander schliessenden, später locker werdenden Parenchym, das in seiner Jugend reichlich Stärke bildet und im Verlauf der Samenreife sich durch Verdickung seiner Wände und Umwandlung seiner Stärke in Oel zum Perisperm umbildet. Seine Epidermiszellen sind reichlich mit dichtem — später glänzend bräunlichem — Plasma angefüllt. Sie nehmen in der Folge an Grösse wenig zu und spielen in der Bildung der Samenschale in so fern eine wichtige Rolle, als sie ihre Wände fein knotig verdicken (Fig. 36). Ihr Inhalt ist beim reifen Samen dunkles eingetrocknetes Plasma.

Verfolgen wir nun die Entwicklung der beiden Integumente, so werden wir hauptsächlich hierbei das innere Integument im Auge zu behalten haben. Das äussere verändert sich wenig (Fig. 31, 32, 33, 34). Seine Zellen vergrössern sich und bilden kleine Stärkekörnchen in grosser Anzahl. Im Laufe der Samenreife verschwinden dieselben, die zweite Schicht des äusseren Integuments wird von der zur Oberfläche der Samenknospe stark tangential wachsenden ersten Schicht des inneren Integuments zu einer feinen, braunen Lage zusammengepresst, während die Epidermiszellen ihre Aussenwände ein wenig verdicken und diese wie die übrigen Wände bräunen. — Unterdessen haben im innern Integument bedeutende Veränderungen stattgefunden. Zunächst haben sich die Zellen der zweiten Schicht abgerundet, und in denen der dritten ist eine Theilung durch eine Querwand erfolgt, welche parallel zur Samenoberfläche verläuft. Auf diese Weise wird das innere Integument vierschichtig. Dadurch nun, dass sich der Knospenkern durch das Wachsen seiner Zellen (besonders in der Chalazagegend) stärker auswölbt und die Zellen der dritten Schicht sich abrunden, werden die Zellwände der vierten Schicht verzogen und stellen sich schief zum Knospenkern (Fig. 31). Die runden Zellen der beiden Schichten über ihnen nehmen an Grösse stark zu, ihr Protoplasma färbt sich bräunlich und bildet einen reichen Vorrath von grosskörniger Stärke,

In der ersten Schicht fangen nun die Zellen an sich bedeutend tangential zu strecken. In ihrem Zellinhalte treten sehr feine Stärkekörnchen auf. Bevor die Verdickung ihrer Wände beginnt, haben sich die Zellen der vierten Schicht, welche rapid gewachsen sind, durch eine Querwand getheilt, welche sich in Folge des ungleichmässigen Wachsthums der Zellen, welche durch sie getrennt werden, schief stellt (Fig. 32). Auch in diesen Zellen werden, wenn auch nur zerstreute, Stärkekörner gebildet. Nach beendigter tangentialer Streckung besitzen die Zellen der ersten Schicht des inneren Integuments auf dem Querschnitt eine lang gestreckte prismatische Form; auf dem Tangentialschnitt dagegen sind sie fünf- bis sechseckig und lassen zwei besonders lange, gleich grosse, parallele Wände erkennen (Fig. 34 und 35). Die Verdickung ihrer Wände erfolgt am stärksten am oberen und unteren Ende der Zelle, hier bis zum Verschwinden des Lumens. In der Mitte der Zellen verdicken sich die Wände wellig (Fig. 35). Das kleine Knötchen, welches man im Lumen der Prismenzellen bemerkt, ist wahrscheinlich eine Verdickung der Wand; denn es löst sich in keinem Reagens. Mit dem allmähligen Verdicken der Zellwände tritt auch hier, wie bei den Prismenzellen der Convolvulaceen-Testen, jene oben ausführlich besprochene Lichtlinie auf. Sie durchzieht auch hier das oberste Ende der Zellen. Die Untersuchungen, welche ich in Betreff dieser Prismenzellen und ihrer Lichtlinie mit polarisirtem Lichte auch hier anstellte, ergaben ein ähnliches Resultat, wie ich es oben ausführlich bei den Convolvulaceen mittheilte. Bis zum Lumen der Zelle trat eine lebhafte blaue resp. nach Drehung des Nikols eine gelbe Färbung der Membran ein, während ihr unterer Theil sich schmutzig grau-violett färbte. Ihr oberer Theil ist demnach stärker anisotrop als der untere. Dass die Lichtlinie hier ihre Ursache in der Cuticularisirung von feinen Theilchen in der Membran der Prismenzellen findet, konnte ich an sehr dünnen Querschnitten der Testa von Hibiscus trionum L. (Fig. 38) erkennen. Schon ohne Zusatz von chemischen Reagentien trat dieselbe als aus hellgelb gefärbten, viereckigen Theilstücken zusammengesetzt hervor, von denen je zwei auf eine Zelle kommen. Das feine Lumen der Zelle trennte sie. Nach Zusatz von Jod und verdünnter Schwefelsäure färbten sich braun jene Theilstückchen und der untere Theil der Zelle, hellblau färbte sich dagegen der obere bis zum Lumen der Zelle. Selbst nach längerer Einwirkung der Reagentien

färbte sich der obere Theil der Zelle nie so tiefblau und löste sich nicht, wie ich dies an den Prismenzellen in der Testa der Convolvulaceen (s. oben) beobachtet habe. Ich glaube ihn demnach als aus dichter Cellulose bestehend ansprechen zu dürfen. Die Stellen dagegen, an denen die Lichtlinie auftritt, ist ebenso wie der untere Theil der Prismenzellen cuticularisirt.

Während sich die Wände der Prismenzellen verdicken, nimmt der Stärkevorrath in den unter ihnen liegenden grosszelligen Parenchym mehr und mehr ab. Ist die Verdickung vollendet, so sind diese Zellen frei von Stärke. Die zunächst unter der Prismenschicht liegenden zwei Schichten von runden Zellen haben ihre unteren Wände verdickt und führen auffallenderweise nicht mehr einen bräunlichen Inhalt, sondern einen blaugrünen (Fig. 34). Dieser Farbstoff scheint mit dem Chlorophyll nah verwandt, vielleicht sogar identisch zu sein, denn er liess sich durch Alkohol ausziehen und färbte sich nach Zusatz von Kali braun. Uebrigens ist der Inhalt dieser Zellen nicht bei allen Malvaceen blaugrün. So fand ich ihn bei Lavatera trimestris L., die sonst in jeder Beziehung mit Malope übereinstimmt im Bau ihrer Samenschale, braun. Bei Althaea rosea Cav. war er braun, bei A. ficifolia Cav. dagegen blaugrün. Ob das verschiedene Alter der von mir untersuchten Samen diesen Unterschied in der Färbung verursacht hatte, konnte ich nicht feststellen; doch scheint es mir wahrscheinlich zu sein. — Die Zellpartien, welche unterhalb dieser runden Zellen liegen, collabiren und finden sich im reifen Samen als eine dünne Lage vor.

Im Bau ihrer Samenschalen stimmen mit Malope trifida Cav. alle diejenigen Malvaceen überein, bei denen der Same, wie bei Malope, nicht frei wird, sondern in den verholzenden Fruchtknotenfächern eingeschlossen bleibt. Eine Ausnahme von ihnen macht allein die Gattung Althaea, welche im Bau ihrer Samenschalen sich an die zweite Gruppe anschliesst, deren Vertreter frei werdende Samen besitzen. Bei den Malvaceen der ersten Gruppe ist der Same glatt, bei denen der zweiten ist er mit Papillen oder Haaren ausgestattet. Diese äusseren Anhänge dienen mit zur Verbreitung der Samen. Bei der ersten Gruppe fehlen sie, weil dort die verholzten Fruchtknotenfächer, welche den Samen dauernd umschliessen, ihrerseits durch Rippen und Fortsätze befähigt werden, für die Verbreitung der Art zu wirken.

Zur ersten Gruppe, deren Typus gewissermassen Malope trifida Cav. bildet, gehören folgende von mir untersuchten Malvaceen: Lavatera trimestris L., L. thuringiaca L., Malva crispa L., M. aegyptiaca L., M. nicaeensis All., M. alchemillaefolia hort., M. neglecta Wallr., Kitaibelia vitifolia Willd., Callirrhoea pedata Hook.

Die zweite Gruppe bilden die von mir untersuchten Gattungen: Hibiscus Trionum L., Anoda Wrightii Asa Gray, Sida cristata L.; Abutilon Avicennae Gärtn., Althaea rosea Cav., A. ficifolia Cav., A. narbonnensis Pourr. Cav., A. taurinensis DC.; Hibiscus syriacus L. Die drei ersten genannten Arten besitzen Papillen von eigenthümlicher Art auf ihren Samenschalen. Die Entwicklungsgeschichte derselben verfolgte ich bei Hibiscus trionum L. — Auf dem Tangentialschnitt einer Samenknospe, die beinah ihre endliche Grösse und Reife erreicht hat, zeichnen sich unter den Epidermiszellen rundliche, polygonale Zellen von den übrigen langgestreckten aus (Fig. 37). Dieselben sind von radiär gestellten, grösseren Zellen umgeben. Die Epidermiszellen enthalten ein grünes Oel in grossen Tropfen, das in der reifen Samenschale nicht mehr vorhanden ist. Während nun die eben besprochenen rundlichen Zellen, nachdem sie sich ein wenig vorgewölbt haben, ihre Wände verdicken, erfahren die Seitenwände derjenigen Zellen der zweiten Schicht, auf denen jene rundlichen Zellen aufliegen, eine gleiche Veränderung. Der Inhalt wie die Wände beider bräunen sich tief. Da nun die übrigen Epidermiszellen nicht ihre Wände verdicken, so fallen sie beim Eintrocknen zusammen. Ihre rundlichen Zellen bleiben dagegen stehen, getragen von den verdickten Seitenwänden der unter ihnen liegenden Zellen der zweiten Schicht. Da die Seitenwände der übrigen Zellen dieser zweiten Schicht — wenn auch nur wenig — auch verdickt werden, so bleibt letztere vor einem Zusammenfallen bewahrt (Fig. 38). Nicht selten stehen diese eigenthümlichen Papillen zu zweien nebeneinander; Figur 37 m zeigt uns zwei solcher benachbarten Papillen in der Anlage.

Von den eben genannten Malvaceen der zweiten Gruppe unterscheiden sich die oben angeführten Arten der Gattungen Abutilon und Althaea dadurch, dass bei ihnen die Epidermiszellen nicht in Papillen, sondern in zugespitzte Haare auswachsen. Letztere stimmen jedoch in ihrer Entwicklung und in der Verdickung ihrer Wände völlig mit den Papillen überein.

Hibiscus syriacus L. zeichnet sich vor allen übrigen genannten Malvaceen durch den stark entwickelten Haarschopf aus, der sich am Rücken des Samens entlang zieht. Diese Haare sind lang, in ihren Wänden stark verdickt und von zweierlei Art. Die einen besitzen keine Tüpfel in ihren Wandungen, die anderen besitzen solche, und zwar spiralig gestellte. Die Wände der nicht zu Haaren ausgewachsenen Epidermiszellen sind gleichfalls verdickt und von feinen Porenkanälen durchzogen. Leider konnte ich die Entwicklungsgeschichte dieses Samens wegen Mangel an Untersuchungsmaterial nicht verfolgen.

Erwähnen will ich noch, dass die Schicht, welche im reifen Samen jenen blaugrünen resp. braunen Inhalt führt, bei den Vertretern der letzten Gruppe besonders stark entwickelt ist. Bei Hibiscus Trionum L. besteht sie z. B. aus 4 Zelllagen. Es ist begreiflich, dass sie bei der Färbung des Samens eine wichtige Rolle übernimmt. Sind die Prismenzellen, wie z. B. bei Malope trifida Cav., farblos, so wird ihre Farbe durchscheinen, besitzen dieselben, wie bei Hibiscus Trionum L., einen braunen Pigmentstreifen in der Mitte der Prismenzellen, so wird der Same durch sie noch tiefer gefärbt werden. —

Vorstehende Untersuchungen zeigen, wie verschiedenartig und eigenthümlich die Ausbildung der Zellen bei den Samenschalen ist. Doch so verschiedenartig dieselbe auch sein mag, stets hat sie den Zweck, dem reifen Samen wichtige Ausrüstungen mit auf den Weg zu geben. Bei den Portulacaceen, Balsamineen, Solaneen, bei der zweiten Gruppe der Malvaceen und schliesslich bei den Convolvulaceen waren es die Epidermiszellen der Samenknospe, welche, entweder zu Zacken oder zu Höckern, zu Haaren oder Papillen ausgewachsen, die Verbreitung des Samens unterstützen sollten. Bei den Oxalideen waren es die Integumente, welche, zu einem elastischen Schwellgewebe herangebildet, die Ausstreuung des Samens übernahmen. Ein starker Schutz entstand den Samen aller Familien durch die Verdickung der Wände einzelner Zellschichten. Ihre Verbreitung und Keimung endlich wurde bei einigen Gattungen durch gewisse Partien der Testa unterstützt, welche durch ihre Quellungsfähigkeit in den Stand gesetzt waren, Wasser in sich aufzunehmen.

Fanden wir in der reifen Samenschale Zelllagen, deren Beschaffenheit nicht auf einen physiologischen Zweck schliessen liess, so waren es gewöhnlich Ueberreste von Zellpartien, welche durch die Production von Bildungsstoffen einen bedeutenden Antheil an dem Aufbau derjenigen Theile der Testa nahmen, welche für den reifen Samen so wichtig wurden. Sie bereiteten das, was die anderen Zellpartien zum Besten des Ganzen verwertheten. —

Leipzig, den 17. November 1873.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Portulacaceen.

Fig. 1. Noch nicht befruchtetes Ovulum von Portulaca oleracea L. h Hohlraum zwischen dem äusseren (a) und dem inneren Integument (i). Optischer Längsschnitt.

Fig. 2. Die beiden Integumente desselben und ein Theil des Knospenkerns, stärker vergrössert. k Knospenkern.

Fig. 3 und 4. Spätere Entwicklungsstadien der beiden Integumente. ck Epidermis des Knospenkerns. m Endosperm.

Fig. 2—4 sind Querschnitte.

Fig. 5. Flächenansicht von Epidermiszellen einer fast reifen Testa von Portulaca oleracea L. z Zäpfchen auf denselben. Die Punkte bedeuten die Ausgänge der Porenkanäle.

Balsamineen.

Fig. 6. Ein sehr jugendliches Ovulum von Impatiens parviflora DC. Die beiden Integumente sind erst angelegt.

Fig. 7. Längsschnitt durch eine völlig entwickelte Samenknospe derselben Pflanze. a äusseres Integument, i inneres Integument, k Knospenkern, e Embryosack.

Fig. 8. Querschnitt durch die Integumente einer älteren Samenknospe. r Raphidenbündel. ck Epidermis des Knospenkerns. en Endosperm.

Fig. 9. Querschnitt durch die reife Testa von Impatiens parviflora DC. zs Zusammengepresste Zellschicht. r Raphidenbündel.

Oxalideen.

Fig. 10. Optischer Längsschnitt durch eine noch unbefruchtete Samenknospe von Oxalis Valdiviensis Bert. r Raphe, i inneres Integument, k Knospenkern, a äusseres Integument.

Fig. 11. Querschnitt durch das Schwellgewebe der Integumente und die Testa eines fast reifen Samens derselben Pflanze. c Krystall von oxalsaurem Kalk. e Epidermis des freigewordenen Samens. en Endosperm.

Fig. 12. Flächenansicht des Knospenkerns von Oxalis Valdiviensis Bert. aus einem fast reifen Samen. p Protoplasma.

Solaneen.

Fig. 13. Noch nicht befruchtetes Ovulum von Datura Stramonium L. Optischer Längsschnitt.

Fig. 14. Querschnitt durch den oberen Theil des einen, dicken Integuments von einem älteren Ovulum derselben Pflanze.

Fig. 15. Tüpfel in der äusseren, verdickten Wand der Epidermiszellen einer Samenknospe von Datura Stramonium L.

Fig. 16. Primäre und secundäre Tüpfel in denselben Aussenwänden. Die Membranen sind mit Ausnahme der Tüpfel schraffirt.

Fig. 17. Querschnitt durch die Epidermis eines fast reifen Samens. f Fuss einer benachbarten Zelle.

Fig. 18. Epidermiszellen einer reifen Samenschale von Datura quercifolia HB. von oben gesehen.

Fig. 19. Untere Fläche einer Epidermiszelle derselben Testa.

Fig. 20. Eine solche Epidermiszelle körperlich gezeichnet. pk Porenkanäle.

Fig. 21. Querschnitt durch die reife Samenschale von Datura quercifolia HB. ek Epidermis des Knospenkerns. zs Zusammengedrückte Zellschicht. en Endosperm.

Fig. 22. Längsschnitt durch die Epidermiszelle einer reifen Testa von Physalis Alkekingi L.

Tafel VI.

Fig. 23. Querschnitt durch die reife Samenschale von Capsicum annuum L. zs Zusammengepresste Zelllage. en Endosperm.

Fig. 24. Tangentialschnitt einer Epidermiszelle der reifen Testa von Solanum Dulcamara L.

Fig. 25. Querschnitt der reifen Samenschale von Hyoscyamus niger L. zs Zusammengedrückte Zelllage. en Endosperm.

Convolvulaceen.

Fig. 26. Querschnitt durch einen Theil des einen Integuments eines jugendlichen Ovulums von Convolvulus elongatus Willd.

Fig. 27. Querschnitt durch die reife Testa derselben Pflanze. l Lichtlinie. zs Zusammengepresste Zellschicht. prsp Perisperm.
Fig. 28. Prismenzellen im Tangentialschnitt.
Fig. 29. Die zweite Zelllage derselben Testa in der Flächenansicht.

Malvaceen.

Fig. 30—34. Querschnitte, die verschiedenen Entwicklungsstadien der Samenschale von Malope trifida Cav. zeigend. a äusseres Integument; i inneres Integument; ek Epidermis des Knospenkerns. l Lichtlinie. prsp Perisperm. f Fett.
Fig. 35. Die Prismenzellen der reifen Testa von oben gesehen.
Fig. 36. Epidermiszellen des Knospenkerns im Tangentialschnitt aus dem reifen Samen von Malope trifida Cav.
Fig. 37. Mutterzellen (m) der Papillen auf der Testa von Hibiscus trionum L. Flächenschnitt.
Fig. 38. Querschnitt durch die reife Testa von derselben Pflanze. ek Epidermis des Knospenkerns. l Lichtlinie. prsp Perisperm.
Alle Figuren sind, mit Ausnahme der Figuren 2, 18, 19, 35, 36, welche 500 mal vergrössert sind, 250 mal vergrössert gezeichnet.

Die Abbildungen bedürfen in einem Punkte der Nachsicht. In den Figuren 9, 21, 23, 25, 27 hat der Lithograph die zusammengepresste Zellschicht zs zu schematisch gezeichnet. Man denke sich an Stelle jenes regelmässigen Parenchyms eine Lage von mehr oder weniger dicht aneinander liegenden Zellen, deren Membranen zerknittert sind.

Anmerk. des Verf.

III.

Untersuchungen über die Blüthenentwicklung der Onagraceen.

Von

Daniel Popoviciu Barcianu.

Tafel VII.

Einleitung.

Die Frage nach dem morphologischen Werthe der Organe, welche die Blüthe der Phanerogamen zusammensetzen, ist Gegenstand vielfacher Untersuchungen gewesen und namentlich in den letzten Decennien hat man das von Schleiden so oft und mit Recht betonte entwicklungsgeschichtliche Studium mit vielem Erfolg hiebei in Anwendung gebracht. In den letzteren Jahren jedoch hat sich die bei diesen Untersuchungen verwendete Methode, in Folge der von Hanstein in seiner Abhandlung über „die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen" aufgestellten neuen Gesichtspunkte, als unzureichend für ein genügendes Verständniss der einschlägigen Thatsachen erwiesen, und daher erscheint eine mit Hülfe dieser neueren Methode durchgeführte Revision der Ergebnisse der älteren Untersuchungen nicht nur wünschenswerth, sondern auch nothwendig.

Ich glaube daher, dass es kein unnützes Unternehmen sein dürfte, wenn ich zu den schon in dieser Richtung ausgeführten Arbeiten auch eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über

die Blüthe der Onagraceen hinzufüge, welche ältere Angaben theils sicherer begründen, theils erweitern, theils von einer neuen Seite aus beleuchten wird.

Begonnen wurde dieselbe auf Veranlassung Herrn Prof. Hanstein's noch während meiner Studien in Bonn, hier in Leipzig wurde sie unter der vortrefflichen Leitung des Herrn Hofraths Schenk weitergeführt und namentlich auch auf einige vom gewöhnlichen Typus der Familie abweichende Formen ausgedehnt. Die Genera, die ich der Betrachtung unterwarf, wurden durch die Arten: Epilobium angustifolium und E. Dodonaei; Oenothera biennis; Gaura biennis und G. micrantha; Godetia Gayana; Sphaerostigma hirtum; Boisduvalia concinna; Clarkia pulchella; Eucharidium concinnum; Lopezia racemosa; Circaea lutetiana und, zum Theil, Fuchsia coccinea repräsentirt. —

Ueber zwei Genera besitzen wir zwei nach der älteren Methode ausgeführte entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen: die eine von Duchartre an Oenothera suaveolens [1]), die andere neuere von Payer an Epilobium spicatum [2]) (= angustifolium).

Die erstere hat sich zur Aufgabe gestellt, entgegen der Schleiden'schen Ansicht von der Axennatur des unterständigen Fruchtknotens und der Placenten, die Onagraceen unter das gewöhnliche Schema der Bildung dieser Theile durch verwachsene Fruchtblattränder einzureihen; jedoch unterscheidet sie in Bezug auf die Placenten mit A. Richard [3]) und A. de St. Hilaire [4]) zwischen den eigentlichen Scheidewänden des Fruchtknotens, die durch die einwärtsgeschlagenen, verwachsenen Ränder der Fruchtblätter gebildet werden sollen, und zwischen dem die Ovula tragenden Theile derselben: „cordon pistillaire", der aus der Theilung der Axe hervorgehen soll. Mit dieser zu Grunde gelegten Ansicht steht es dann auch im Zusammenhang, dass seine im Ganzen richtigen Beobachtungen eine Deutung erfahren, die ohne Zwang auf das thatsächliche Verhalten nicht passen würde.

Payer's Angaben sind nicht nur in Bezug auf das erste Auf-

[1]) Observat. sur la fleur et plus partic. sur l'ovaire de l'Oenothera suaveolens H. P. in Ann. d. sc. nat. Serie II. Bd. 18. 1842.

[2]) Traité d'Organogénie de la fleur. Paris 1857.

[3]) Elements de Botanique 1837. pag. 126.

[4]) Leçons de bot. 1841. Morphologie pag. 483.

treten der Kelchblätter, die er, im Gegensatz zu Duchartre, der sie alle vier zugleich, je zu zweien auftreten lässt, abweichend, sondern auch in Bezug auf den zweiten Kreis von Staubblättern, deren Dependenz von den Blumenblättern, wie sie Duchartre beobachtete, nicht erwähnt wird. Ausserdem ist auch seine Ansicht über die Bildung des Fruchtknotens und der Placenten eine andere: er lässt nämlich die Wandungen des ersteren durch die Wandungen der beckenförmig gewordenen Axe gebildet werden, während die Placenten in ihrer unteren Hälfte durch an vier Stellen localisirte Aushöhlung des Beckenbodens, in ihrer oberen dagegen aus Leisten parietalen Ursprungs entstehen sollen. — Sowohl von den Angaben des ersteren, als auch von denen des letzteren weichen meine Beobachtungen in nicht unwesentlichen Punkten ab.

Ausser in diesen beiden vollständigeren entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten finden wir die Onagraceen noch bei verschiedenen Autoren erwähnt, namentlich wenn es galt, die Natur des unterständigen Fruchtknotens festzustellen.

So führt sie Schleiden [1]) mit andern Pflanzen an, um seine Theorie von der Axennatur des unterständigen Fruchtknotens und der Placenten zu stützen. Bloss „Staubweg" und Narben sind nach ihm Blattgebilde, der übrige Theil des Fruchtknotens ist Stengelgebilde, ebenso auch die sogenannte Kelchröhre, die gleichfalls für einen röhrenartigen Stengel gehalten wird.

Schacht [2]) erwähnt Oenothera und Epilobium im Cap. VI „über vergleichende Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Samenträger" und gibt auch einige schematische Figuren bei, von denen aber die Fig. 2 A. pag. 79 die Stellungsverhältnisse der einzelnen Kreise zu einander nicht richtig bezeichnet. Dieselben Zeichnungen und Bemerkungen werden in einem etwas späteren Werke von ihm wieder erwähnt [3]). Im Uebrigen vertritt er die von Schleiden aufgestellte Ansicht.

In der einige Jahre vorher erschienenen Preisschrift [4]) gibt uns derselbe Autor einige Abbildungen von Samenknospen einiger Onagraceen, ohne jedoch auf die morphologischen und anatomischen

[1]) Grundzüge d. Bot. pag. 439. 481. 484.

[2]) Beiträge zur Anat. u. Physiol. d. Gewächse. 1854.

[3]) Das Microscop. Berlin 1855, pag. 133.

[4]) Entwicklungsgesch. d. Pflanzenembryon. Amsterdam 1850.

Details, die übrigens nicht in den Rahmen jener Untersuchung hineingehörten, näher einzugehen.

Von Prillieux [1]) sind einige Angaben über Fälle monströser Fuchsien verzeichnet worden, die unter anderen ein vollständiges Aufsitzen der Antheren auf der Lamina des Blumenblattes zeigten. Dieses Verhalten der beiden verschiedenen Organkreise zu einander dürfte durch das später zu erwähnende Abhängigkeitsverhältniss des inneren Staubblattkreises von den Blumenblättern auf eine einfache Weise ihre Erklärung finden.

Endlich habe ich noch eine Arbeit van Tieghem's zu erwähnen [2]), der allein auf anatomischem Wege, durch Beobachtung des Gefässbündelverlaufs, eine befriedigende Deutung der Blüthenorgane und namentlich des Fruchtknotens für möglich hält. Unter den zahlreichen Familien, die er untersucht hat, finden wir aus den Onagraceen Fuchsia fulgens. Das Resultat seiner Untersuchungen geht mit Bezug auf den unterständigen Fruchtknoten dahin, dass derselbe aus Blattorganen zusammengesetzt werde, deren einwärtsgeschlagene, verwachsene Ränder die Placenten bildeten, welche durch eine bis zur Basis des Stylus reichende, parenchymatöse Masse mit einander verbunden werden. Die Ovula bilden sich aus den Rändern der so verbundenen Placenten. — Da aber der Autor beinahe ausschliesslich auf das Studium von Querschnitten sich stützt, und diese allein einen genügenden Einblick in den Verlauf der Gefässbündel nicht gewähren können, so dürften seine Angaben hierüber und die darauf basirten Deutungen nur mit Vorsicht zu benützen sein. —

Nach dieser kurzen Aufzählung der unseren Gegenstand betreffenden wichtigsten Angaben in der Litteratur will ich nun zur Darlegung meiner eigenen Beobachtungen übergehen und beginne zunächst mit dem

Vegetationspunct

des Blüthenstandes. Derselbe ist bei allen von mir untersuchten Arten ziemlich breit und nur wenig kuppenförmig gewölbt. Er besitzt ein schön entwickeltes Dermatogen, darunter ein eben so regelmässig und schön angeordnetes, zweischichtiges Periblem, an

[1]) Bulletin de la Soc. bot. de France. VIII. Bd. 1861. pag. 195.

[2]) „Recherches sur la structure du pistil" in den Ann. d. sc. nat. Serie V. Bd. IX. 1868.

welches sich, die Mitte der Axe einnehmend, das Plerom anschliesst, dessen Zellen in ihrer Anordnung weniger Regelmässigkeit zeigen.

Sowohl die Dermatogenzellen der Hauptaxe, als auch jene der Nebenaxen mit ihren Organen enthalten, ebenso wie ganze Zellstränge des Rinden- und Markparenchyms, viel Schleim. Mit Kreosot, Zinnchlorür und Anilin nach einander behandelte Präparate zeigten in den erwähnten Zellen eine tiefrosarothe Färbung. Andererseits ergab sich in den nämlichen Zellen bei Behandlung mit Eisenchlorid oder doppeltchromsaurem Kali der Gehalt an Gerbstoff durch den tiefblauen, resp. braunen Ton, den dieselben annahmen, so dass also Schleim und Gerbstoff in den nämlichen Zellen enthalten sind. Gewöhnlich ist die Menge dieser Stoffe in den älteren Gewebepartieen grösser und nimmt allmählig gegen die Vegetationsspitze zu ab. Ausserdem bemerkt man im Markparenchym des jungen Blüthenstandes und der Blüthenaxen, im Gewebe der Rinde und in den Blattorganen, an frischen Präparaten in einzelnen durch ihre Grösse ausgezeichneten Zellen einen olivengrünen Inhalt, in dem kleine Körnchen suspendirt liegen. Die Vertheilung dieser Zellen im Gewebe zeigt eine auffallende Uebereinstimmung mit jener der raphidenhaltigen, später erscheinenden, so dass ein Zusammenhang zwischen diesen und jenen nicht unwahrscheinlich erscheint. Eine directe Beobachtung in Bezug auf den Uebergang jenes Inhalts in Raphiden habe ich aber nicht machen können. —

Die Neubildungen an dem anfangs in seinem ganzen Umfange gleichmässig gewölbten Vegetationskegel treten in Form kleiner Erhebungen auf, die eine spiralige Anordnung mit der Divergenz $^1/_2$ zeigen. Der senkrechte Abstand zwischen zwei benachbarten Höckern ist aber so gering, dass sie auf fast gleiche Höhe zu stehen kommen. Das Hervortreten derselben wird durch hierauf hinzielende Veränderungen im Periblem des Vegetationskegels bedingt. An den betreffenden Stellen nämlich strecken sich einige Zellen der oberen Periblemschicht successive etwas in radialer Richtung und erfahren dann Theilungen in tangentialem Sinne. Wir erhalten auf diese Weise an den betreffenden Stellen statt der früheren, einfachen oberen Periblemschicht, jetzt zwei übereinander liegende Zelllagen. Jede dieser beiden streckt sich dann wieder etwas radial, wodurch die Auftreibung des Dermatogen's, welches, um dem Drucke von unten nachgeben zu können, häufige radiale Theilungen erfährt, immer

deutlicher hervortritt. Die beiden neuentstandenen Periblemschichten ihrerseits haben auch bald sich rasch wiederholende Theilungen aufzuweisen; aber während die obere von den beiden secundären Schichten sich fast ausnahmslos immer radial theilt, treten in der unteren abwechselnd radiale und tangentiale Theilungen auf. Aus der oberen dieser beiden secundären Schichten geht das obere Periblem der seitlichen Sprossung hervor, während aus der unteren, in Folge der erwähnten Abwechslung der Theilungsrichtungen, die zweite Periblemschicht und das Plerom des jungen Sprosses gebildet werden. Da aber diese erste Neubildung an der Axe das Tragblatt der Blüthe repräsentirt und keine weiteren Neubildungen aus sich hervorgehen lässt, so betheiligt sich seine zweite Periblemschicht auch an der Bildung des Plerom's, in dessen Elemente es vollständig aufgeht.

Die Zellen der unteren primären Periblemlage geben durch Längstheilungen einige Lagen parallel zur Axe gestreckter Zellen, die später zum Aufbau des Rindengewebes der Internodien verwendet werden.

In ähnlichem Sinne erfolgen die Theilungen in den äussersten Pleromschichten, welche in die Bildung der Gefässbündel der Internodien eingehen. —

Das junge Tragblatt wird nun durch Vermehrung seiner Elemente in Folge wiederholter Theilungen grösser und bildet, da es in der Mediane und auf der Rückseite rascher sich ausdehnt, eine an der Basis scheidenförmige Hülle um den jungen Blüthenspross, während die obere Partie, die der Axe sich zuwendet, denselben auch von oben schützt. — Nur Circaea macht eine Ausnahme von diesem Verhalten, indem das Tragblatt, wie Fig. 1 und 2. t zeigen, durch entsprechende Theilungen wohl angelegt wird, aber dann sich nicht weiter entwickelt, indem es bald im Wachsthum zurückbleibt. In vollständig entwickelten Pflanzen wird dasselbe nur noch durch einen halbmondförmigen Wulst an der Basis der jungen Blüthenaxe, die nun betrachtet werden soll, repräsentirt.

Blüthenaxe.

Nachdem das Tragblatt eine gewisse Grösse erreicht hat und wo es zur vollständigen Entwicklung gelangt, das Dermatogen, das in der Längsansicht aus Zellreihen von etwa 5—8 Zellen bestehende Periblem und ein ein- bis zwei-, gegen die Basis aber mehrschichtiges Plerom deutlich gesondert zeigt, werden die Vorberei-

tungen getroffen für die Anlage der Nebenaxe, die zur Blüthenaxe werden soll.

Schon sehr frühzeitig nämlich sehen wir in der Achsel des Tragblattes Fig. 1. b, bevor noch irgend eine Erhebung daselbst recht bemerklich wird, einen Zellcomplex gleichsam aus der übrigen Masse herausgeschnitten. Dies wird durch Längstheilungen und Streckung der Pleromzellen bewirkt, die in der Fortsetzung der Gefässbündel des nächst unteren Internodiums liegen und nach links in das nächst obere Internodium, nach rechts zum Tragblatt verlaufen: pl. Fig. 1. — Der Zellcomplex selbst zeigt zwei Schichten von Periblem mit je drei nebeneinanderliegenden Zellen und eine einfache Pleromschicht, die aber nicht in die neue Anlage eintritt, sondern sich, wie ihre nächst unteren Genossinnen, an den Längstheilungen betheiligt und somit auch an der späteren Gefässbündelbildung des Internodiums. Die Periblemzellen dieses Zellcomplexes strecken sich dann in radialer Richtung, einen Druck auf das Dermatogen ausübend, das nun etwas aufgetrieben wird und um Raum zu schaffen sich wiederholt radial theilt. Bald darauf folgen in den gestreckten Periblemzellen die tangentialen Theilungen, tg. Fig. 2, wodurch aus dem äusseren primären Periblem die zwei secundären Schichten desselben gebildet werden. In der Fig. 2. sind in der äusseren derselben auch die radialen Theilungen schon bemerkbar, die weiterhin immer in derselben Weise sich wiederholen, wodurch das äussere Periblem der jungen Nebenaxe zu Stande gebracht wird. In der inneren, secundären Periblemschicht sind auf diesem Stadium noch keine weiteren Theilungen bemerkbar; sie treten erst etwas später auf und zwar abwechselnd tangential und radial. Hierdurch wird dann das Material geliefert für die Bildung der inneren Periblemschicht und des Plerom's der jungen Blüthenaxe, die durch alle diese Theilungen immer deutlicher als Höcker in der Tragblattachsel sich erhebt. Anfangs ist derselbe einem Kugelsegment vergleichbar, bald aber streckt er sich stärker in der Fläche parallel zur Hauptaxe und gewinnt so eine mehr eiförmige Gestalt. Die weiteren Neubildungen, die die Blüthe zusammensetzen sollen, treten nun an dieser Nebenaxe auf, die wir fortan allein im Auge behalten und schlechthin als Axe bezeichnen wollen.

Als erste Neubildung an dieser Axe treten uns nun die

Kelchblätter

entgegen, die nach Duchartre's Angaben [1]) alle vier zu gleicher Zeit angelegt werden sollen, was er auch durch seine Fig. 2 Tab. 11 bekräftigt; seine Fig. 1 jedoch, die ein sehr jugendliches Stadium wiedergibt, zeigt im Widerspruch hiermit eine Andeutung der Anlage blos zweier gleichzeitig auftretender Kelchblätter. Nach Payer hingegen, der freilich eine andere Form untersucht hat, was aber, wie ich mich überzeugen konnte, nichts zur Sache thut, sollen blos zwei gleichzeitig entstehen, und zwar die beiden seitlichen zuerst, und dann die beiden vorn und hinten an der Axe stehenden. In seinen Fig. 1 u. 2 von Epilobium aber zeichnet dieser Autor, sowohl bei der Anlage der ersten, als auch beim Auftreten der anderen zwei Kelchblätter, immer auch den mitten zwischen ihnen liegenden Vegetationspunkt der Axe, als gesonderten Höcker ein. Ich konnte aber weder bei der nämlichen noch auch bei irgend einer andern der von mir untersuchten Arten eine derartige Erhebung constatiren; im Gegentheil nimmt hier in allen Fällen, und gleich beim ersten Auftreten der ersten zwei Kelchblätter, die eigentliche Vegetationsspitze immer den tiefsten Punkt ein inmitten der vier an der Peripherie stehenden Kelchblatthöcker. Aus meinen zwei nachfolgenden Fig. 3 u. 4 wird dies deutlich ersichtlich werden. In Fig. 3, die uns eine Ansicht einer jungen Blüthenaxe von vorne vorführt, treten uns an den Endpunkten der längeren Axe des eiförmigen Körpers zwei noch geringe Hervorwölbungen entgegen, denen in der oberen Periblemschicht der Axe die characteristischen tangentialen Theilungen entsprechen. Diese Wölbungen sind die zwei seitlichen Kelchblätter, die nun durch ähnliche Theilungen, wie sie im vorigen Capitel besprochen wurden, sich allmählig zu deutlich hervortretenden Höckern ausbilden, welche längere Zeit hindurch auf der Rück- und Innenseite ein einschichtiges, aus der secundären oberen Schicht der Axe hervorgegangenes Periblem und ein aus der unteren secundären Periblemlage herausgebildetes, einschichtiges Plerom zeigen, das später durch Längstheilungen auch mehrschichtig wird. Fig. 4 stellt uns ein ähnliches Object dar, dessen uns zugewendete Seite aber um 90^0 gegen die Ansicht der vorigen Figur gedreht ist. Wir haben hier hinten das

[1]) l. c. pag. 340.

eine ältere, seitliche Kelchblatt s, während zu beiden Seiten desselben die erste Anlage des vorderen und hinteren Kelchblattes s' uns entgegentritt. In beiden Figuren sind die Theilungen in den den Höckern entsprechenden Periblemzellen der Zahl nach nicht vollkommen übereinstimmend, sondern es hat der eine Höcker immer einige vor dem andern voraus, so dass eigentlich, obgleich die Auftreibung des Gewebes zu gleicher Zeit sich bemerkbar macht, in Bezug auf die erste Anlage doch mehr ein Nacheinander der zwei gegenüberliegenden Kelchblätter angenommen werden muss. Zugleich ersehen wir aus den beiden vorstehenden Figuren, dass sowohl bei der Anlage der ersten, als auch bei der der beiden andern Kelchblätter, eine kuppenförmige Erhebung der Vegetationsspitze A. im Mittelpunkt zwischen den vier peripherischen Höckern, wie sie Payer in seiner Fig. 1 u. 2 angiebt, durchaus nicht stattfindet. Schon bei der ersten Anlage der zuerst auftretenden seitlichen Bildungen an der Axe, bleibt dieser mittlere Theil im Wachsthum hinter den peripherischen Theilen zurück, und es ist daher schon zu dieser frühen Zeit die Vorbereitung zur Bildung einer hohlwerdenden Axe getroffen, die bei der weiteren Entwicklung immer deutlicher hervortritt und immer mehr die Becherform annimmt. Dass die Wandungen dieses Bechers, auf dessen Rand nun die Kelchblätter zu stehen kommen, auch wirklich nur durch die rascher wachsenden peripherischen Theile der Axe gebildet werden, geht deutlich aus dem Verhalten des Pleroms derselben hervor. Während nämlich das Plerom der Kelchblätter sich, wie schon angegeben wurde, aus der oberen Schicht des Primärperiblems der neuen Anlage herausbildet und auch später bis auf diese Initialen zurückverfolgt werden kann, lässt sich das der Wandung der hohlen Axe als Fortsetzung des Pleroms des unteren, soliden Theils der letzteren erkennen. Unterhalb der Kelchblattanlagen sehen wir nämlich schon sehr früh, wenn jene Höhlung eben erst angedeutet ist, wie in Fig. 3 u. 4, auf dem Längsschnitt im Plerom bei pl. und in den darüber liegenden Zellen des unteren primären Periblems, horizontale Wände auftreten, die so mehrere übereinanderliegende Zellen erzeugen. Beim Wachsthum des peripherischen Theils der Axe rücken diese letzteren auch immer weiter in die Höhe und erfahren dann Längstheilungen, indem sie so, wie aus Fig. 5 ersichtlich wird, das Plerom der Becherwandung zusammen-

setzen; dieses lässt sich deutlich aus der soliden Partie der Axe, bis unterhalb der Insertionsstelle der Kelchblätter verfolgen, wo es dann aufhört, um im Kelchblatte selbst von dem diesem eignen Plerome anderen Ursprungs, ersetzt zu werden. Ich habe im Vorausgehenden immer die Vierzahl der Kelchblätter als normal bei den Onagraceen angenommen; doch lässt sich dies nicht für alle Gattungen der Familie, wenigstens im entwickelten Zustand, als geltend hinstellen. In Circaea haben wir nämlich eine Form, die in der ausgebildeten Blüthe deren nur zwei besitzt, und von den zwei anderen nichts erkennen lässt. Wenn wir aber auf die jüngsten Stadien zurückgehen, so können wir uns leicht überzeugen, dass auch diese zwei der Anlage nach vorhanden sind. Betrachten wir nämlich ein Entwicklungsstadium, wie es in Fig. 4 wiedergegeben ist, so sehen wir, hier in die Fläche des Papieres fallend, die Contouren zweier wohlentwickelten Kelchblätter. Zwischen den Rändern derselben bemerken wir aber auch im Periblem, rechts und links bei s', ganz ähnliche Theilungen, wie wir sie bei der Anlage der ersten zwei zu sehen Gelegenheit hatten. Diese Theilungen sind nichts Anderes, als die ersten Andeutungen der Anlage jener andern zwei Kelchblätter, die in der Blüthe vorn und hinten liegen und von denen in Fig 5 bei s' ein vorgeschritteneres Stadium abgebildet ist. In den meisten Fällen gelangen dieselben nicht einmal bis zu dieser Grösse, sondern bleiben noch früher in ihrer Entwicklung stehen, so dass ihre Stelle in der Blüthe nur an jenen characteristischen Zelltheilungen erkannt werden kann. Wir haben demnach einen zweiten ganz augenscheinlichen Fall einer Hemmungsbildung bei dieser Pflanze. —

Was nun das weitere Wachsthum der normalen Kelchblätter anbetrifft, so zeigen sie keine hervorstechenden Eigenthümlichkeiten. Wie alle jungen Blattanlagen wachsen sie auf der Rückseite rascher, als auf der Innenseite, neigen sich in Folge dessen mit ihren freien Enden gegeneinander und bilden so eine schützende Hülle für die später anzulegenden übrigen Organe der Blüthe. Immer ist die Zunahme an den Spitzen durch häufiger auftretende Theilungen der Zellen bedeutender, so dass sie hier keulenförmig verdickt erscheinen und sich mit breiter Fläche in der Richtung der verlängert gedachten Axe berühren. An diesen Berührungsstellen wachsen die Dermatogenzellen zu einfachen, oder zweigetheilten

Papillen aus, die ineinandergreifend zugleich einen festeren Verschluss nach oben herstellen, dabei aber doch auch einen leichteren Gasaustausch der neuentstehenden anderen Organe ermöglichen. —

Nachdem ich hiemit das Hauptsächliche über den Kelch dargethan habe, gehe ich über zur Betrachtung der Entwicklung der

Corolle und Staubblätter.

Durch ähnliche Theilungen bedingt, wie wir sie bei der Anlage der Kelchblätter auftreten sahen, erscheinen auf dem Innenrand der deutlich uhrglasförmig vertieften Axe, etwa in dem Niveau, wo die Pleromzellen des peripherischen Theils derselben nach oben aufhören, vier Neubildungen in Form von rundlichen Höckern. Sie haben ihre Lage etwas unterhalb der Insertionszone der Kelchblätter, also näher an der Vegetationsspitze, und alterniren in ihrer Stellung mit ihnen. Was über die Anzahl der Theilungen bei den einzelnen Anlagen der letzteren bemerkt wurde, dasselbe gilt auch hier, so dass wir eine vollständig gleichzeitige Entstehungsweise auch dieser Organe nicht annehmen können.

Diese vier Neubildungen aus der Axe will ich zunächst, da sie späterhin ein ähnliches Verhalten zeigen, wie es von Pfeffer bei Primulaceen [1]) nachgewiesen wurde, mit dem von diesem Autor gebrauchten Namen „Primordien" benennen.

Anfangs sind dieselben rundlich, gegen die Basis allmählig in das Gewebe der Axenwandung übergehend; später aber wachsen sie stärker in der Richtung parallel zur Axe und gehen durch die ellipsoide Form in ein flächenförmiges Gebilde über. —

Die erwähnte Vierzahl der Primordien tritt uns nicht bei allen Gattungen entgegen, sondern wir haben auch in Bezug auf diese Organe Circaea als Ausnahme anzuführen. Zu ihr gesellt sich dann noch in gewisser Hinsicht auch Lopezia. Bei der letzteren lassen sich an den betreffenden Stellen die Theilungen im Periblem sehr frühzeitig erkennen, ohne dass aber auch eine merkliche Erhebung hiedurch zu Stande käme. Die Tochterzellen nämlich erfahren nach den Theilungen keine Streckung, und so verbleiben die angelegten Organe längere Zeit hindurch in einer Art latenten Zustand; erst viel später, nachdem die Glieder des nächsten Kreises angelegt sind und schon eine bedeutende Grösse erreicht haben, strecken sich

[1]) Ueber Blüthenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen in Pringsheim's Jahrbücher. 1872.

auch die Zellen der Primordien, welche nun als deutliche Höcker aus der Axenwandung hervortreten. —

Bei Circaea erscheinen die Primordien als deutliche Höcker in der Zweizahl, bevor irgend eine Andeutung des nächstfolgenden Kreises bemerkbar wird. Sie alterniren mit den zwei entwickelten Kelchblättern und kommen so vollständig vor die zwei abortirten zu liegen, Fig. 5 bei p. Da der Zwischenraum zwischen den Rändern der letzteren und der entwickelten ein sehr geringer ist, so lässt sich auf Längsschnitten eine sichere Beobachtung auch über die Anlage der zwei anderen Primordien nicht machen, weil auch bei ganz sorgfältigem Wechsel der Einstellung sich nicht sicher bestimmen lässt, welches die eine, und welches die andere darunter liegende Seite des abortirten Kelchblattes sei; daher lässt sich auch der Ort des einen Primordiums, welches zwischen dem einen Rand des abortirten und dem benachbarten des anderen entwickelten Kelchblattes seinen Platz haben sollte, in sehr jungen Blüthen nicht bestimmen. Ansichten von oben herab, oder Querschnitte lassen auch keine bestimmte Entscheidung zu, da die abortirten Kelchblätter fast gar nicht als Höcker gesehen werden. In einigen Präparaten, die wie Fig. 6 einen Anblick von vorn und aussen her auf den Zwischenraum zwischen den zwei entwickelten Kelchblättern darboten, erschienen, bei nicht ganz oberflächlicher Einstellung, zu beiden Seiten einer ungetheilten Periblemzelle zwei Zellen, welche eine schief nach innen zu verlaufende Theilung aufwiesen, Fig. 6 p. — In der Längsansicht würde dieselbe einer tangentialen Theilung im Periblem, wie wir sie bei p Fig. 5 sehen, entsprechen. Aus der Vergleichung des etwas älteren Stadiums der Fig. 5 mit dem jüngeren der Fig. 6 ergibt sich, dass die mittlere, ungetheilte Zelle der letzteren Figur einer Zelle des unentwickelten Kelchblattes entsprechend angesehen werden kann; die beiderseits liegenden, getheilten aber würden dann die Anlagen der zwei benachbarten Primordien repräsentiren, von denen aber nur eines zur vollständigen Entwicklung gelangt. Fügt man zu diesem noch die Beobachtung hinzu, dass in sehr jungen Zuständen die Lage des Primordiumhöckers nicht ganz genau die Mitte zwischen den Rändern der entwickelten Kelchblätter hält, sondern mehr dem einen derselben genähert ist, so dürfte auch die Anlage der zwei andern Primordien nicht aller Wahrscheinlichkeit entbehren.

Nachdem in der besprochenen Weise die Anlage der Primordien vor sich gegangen ist und diese deutlich als mehrzellige Höcker sich bemerklich machen, erfolgt in ähnlicher Weise, in centripetaler Richtung und alternirend mit den Primordien, die Anlage und Hervorbildung vier neuer Protuberanzen an der Axenbecherwand: die weitere Entwicklung lässt in ihnen die Staubgefässe des ersten Kreises erkennen. Sie sind ihrem Ursprunge nach ebenfalls seitliche Bildungen an der Axe und somit den beiden früher genannten Phyllomkreisen morphologisch gleichwerthig. Frühzeitig aber machen sich, was ihre äussere Form anbetrifft, und ebenso in Bezug auf ihren inneren Bau, jene Unterschiede von den Kelch- und Blumenblättern geltend, welche durch die physiologische Function, die sie zu verrichten haben, bedingt werden. Sie übertreffen in Folge des lebhafteren Wachsthums bald die Primordien an Grösse und zeigen einen viel gedrungeneren Bau als diese. Auch differenzirt sich bald der anfangs einheitliche, konische Höcker zu einem unteren schmächtigeren Stück, welches das Filament, und einem oberen massigeren, prismatischen Körper, der die Anthere repräsentirt. Einige nähere Angaben über die weitere Entwicklung der Staubgefässe werden weiter unten, bei Gelegenheit der Besprechung des zweiten Staubblattkreises, noch gemacht werden, ich will daher an dieser Stelle noch der zwei Formen Erwähnung thun, die von der gewöhnlichen Vierzahl abweichen. Es sind dies wieder die genannten Gattungen Circaea und Lopezia. Bei der ersteren lässt sich in der That nur die Anlage und Ausbildung zweier Staubblätter des ersten Kreises constatiren. Sie sind regelrecht den beiden entwickelten seitlichen Kelchblättern opponirt. Von den zwei andern Staubblättern dieses Kreises, dem vordern und hintern nämlich, lässt sich nichts bemerken, indem der Platz vor den zwei abortirten Kelchblättern, die selbst nur aus ganz wenigen Zellen bestehen, vollständig von den Primordien eingenommen wird und so für die zwei Staubblätter gar kein Raum mehr übrig bleibt. Bei Lopezia haben wir im entwickelten Zustand blos ein einziges Staubgefäss mit sehr stark entwickelter Anthere. Diesem gegenüber, vor dem anderen seitlichen Kelchblatt, haben wir in ganz jungen Blüthen einen entsprechenden Höcker, der aber bald hinter dem andern an Grösse bedeutend zurückbleibt, und während der erstere durch rasche Vermehrung seiner Zellen im oberen Theil eine Anthere ansetzt,

die später eine bedeutende Entwicklung erreicht, dehnt sich der ihm gegenüberliegende kleinere parallel zur Axe aus und bildet ein herzförmiges, an dem freien Ende abgestumpftes, flächenhaftes Staminodium, das Färbung und Function eines Blumenblattes annimmt. Die zwei andern, dem vordern und hintern Kelchblatt opponirten Staubblätter kommen hier auch nicht zur Entwicklung. Nach Behandlung mit Kali deutet jedoch eine etwas tiefer gelbbraun gefärbte Gewebeplatte an der Insertionsstelle der zwei Kelchblätter die Rudimente der nicht zur Ausbildung gelangenden Staubgefässe an; eine Theilung im Periblem liess sich aber mit Sicherheit nicht nachweisen.

Ausser diesem ersten Kreis von Staubblättern, den wir mit Duchartre als „normalen" bezeichnen können, haben wir bei den meisten Onagraceen noch einen zweiten Kreis von vier Staubgefässen, die mit denen des äussern Kreises alterniren, aber mit ihnen morphologisch nicht gleichwerthig sind. Sie sind, sowohl was die Zeit und den Ort ihrer Anlage, als auch was ihre Stellung zum nächst tieferen — resp. höheren Organenwirtel betrifft, mit dem sie nicht alterniren, sondern ihm superponirt erscheinen, — für den morphologischen Aufbau und die Symmetrie der Blüthe nur von secundärer Bedeutung.

Ueber diesen zweiten Staubblattkreis der Onagraceen finden wir bei Duchartre [1]) Folgendes angegeben: Quelque temps après l'apparition des quatre étamines normales, une légère proéminence arrondie se montre sur la face interne de chacun des pétales: d'abord elle se présente comme entièrement continue au tissu du pétale qui vient de lui donner naissance; mais peu à peu elle devient plus saillante et semble s'isoler. Néanmoins sa base adhère encore assez longtemps à celle du pétale. Er reiht dann diese Erscheinung unter den Begriff des „dédoublement" ein. Da aber dieser Begriff eine parallele Entwicklung aus einer gemeinsamen Basis voraussetzt, wobei also sowohl Blumenblatt, als Staubblatt mit Bezug auf sie, als Dependenzen derselben aufzufassen wären — was jedoch die directe Beobachtung nicht lehrt —, so dürfte seine Anwendung in unserem Fall nicht ganz correct sein.

Bei Payer finden wir über die Natur des zweiten Staubblatt-

[1]) l. c. pag. 343.

kreises keine näheren Angaben, doch ist die Stellung desselben relativ zum Fruchtblattkreis in seinen Figuren richtig wiedergegeben.

Schacht lässt in seiner Fig. 2 A [1]) alle Kreise in regelmässiger Alternation aufeinander folgen und demnach erscheinen auch die Fruchtblätter alternirend mit dem zweiten Staubblattkreis, woraus wohl zu schliessen ist, dass er den letzteren für gleichwerthig mit den anderen Kreisen hielt. Dass aber hier ein Irrthum obgewaltet hat, und wodurch derselbe hervorgerufen wurde, werden wir weiter unten sehen.

Nach meinen Beobachtungen nun, die bei allen untersuchten Formen übereinstimmende Resultate ergaben, verhält es sich mit der Anlage des zweiten Staubblattkreises folgendermassen: Indem, während der successiven Anlage der schon besprochenen Organe, auch die Axenwandung in ihrer ganzen Höhe, durch wiederholte Theilungen in allen ihren Schichten, an Länge und Weite gewinnt, kommt ein immer tiefer werdender becherförmiger Körper zu Stande. Auf dem schief nach aussen aufsteigenden Rand desselben erscheinen, von aussen nach innen zu, nacheinander die Kelch-, Blumen- und normalen Staubblätter, alle mit einander alternirend. Zu diesen Kreisen tritt nun in acropetaler Richtung ein neuer hinzu, der wie sie aus der Axenwandung seinen Ursprung nimmt. Er tritt aber nicht in Form einzelner, von einander gesonderter Höcker auf, sondern erscheint als ringförmige Wulst unterhalb der Insertion der Primordien. Es ist dies, wie die weitere Entwicklung lehrt, das Carpidiencyclom [2]) (c in Fig. 7—10). Aus diesem Cyclom differenziren sich dann, durch localisirte raschere Theilungen, vier geringe ins Lumen desselben hineinragende Proeminenzen, welche mit dem letztentstandenen Wirtel alterniren, also den Primordien opponirt sind. Ihre Bedeutung werden wir nachher noch näher kennen

---

[1]) s. o. in der Einleitung.

[2]) In einer vorläufigen Mittheilung über die Blüthenentwicklung von Epilobium und Oenothera, die sich in den Sitzungsberichten der niederrhein. Ges. f. Nat. u. Heilkunde in Bonn (4. Aug. 1873) befindet, habe ich angegeben, dass die Staubblätter des zweiten Kreises vor dem Carpidiencyclom angelegt würden. Durch die späteren Untersuchungen jedoch und als ich auch auf die Zahl der Theilungen in den betreffenden Organen aufmerksam wurde, ergab sich, dass ihre Anlage streng genommen nach der der Fruchtblätter erfolge.

lernen. Für jetzt kehren wir zu den auch nach unten hin durch das Cyclom abgegrenzten Primordien zurück.

Auf der dem Innern des Axenbechers zugekehrten Seite derselben nämlich erscheinen, etwas oberhalb ihrer Insertionsstelle, eine oder einige Periblemzellen, in Folge radialer Streckung, durch ihre Grösse vor den übrigen ausgezeichnet Fig. 7 u. 8. st''; und erst nachdem schon im Cyclom die tangentialen und radialen Theilungen des Periblems aufgetreten sind, sehen wir — Fig. 7 — in jenen gestreckten Zellen des Primordiums die erste tangentiale Theilung angedeutet. Und wenn hier dann die ersten radialen Wände auftreten, bemerken wir im Cyclom immer einige Theilungen mehr, so dass wir hieraus den gerechtfertigten Schluss ziehen können, dass jene Staubgefässe nach den Fruchtblättern zur Anlage gelangen. [1]) Entsprechend der Streckung des Pleroms und der nachfolgenden tangentialen Theilungen, erscheint aus dem Gewebe des Primordiums und nahe der Basis desselben, eine geringe Auftreibung, welche, wenn später auch die radialen auftreten, immer deutlicher wird (s. Fig. 10. st''). Dadurch dass im weiteren Verlaufe der Entwicklung in der äusseren, secundären Periblemschicht sich, wie im Dermatogen, die Theilungen fortwährend im radialen Sinne wiederholen, in der inneren derselben aber tangentiale und radiale mit einander abwechseln, entsteht aus dem Primordium ein Zellkörper, welcher den Bau der übrigen betrachteten Organe besitzt. Beim weiteren Wachsthum aber dehnt er sich nicht in einer Ebene parallel zur Axe, wie der oberhalb liegende Theil des Primordiums, sondern wird, letzteres bald überholend, ähnlich wie die normalen Staubblätter, zu einem nach dem Innern der Blüthe zu gestreckten, mehr prismatischen Körper, welcher mit den drei andern, ihm ebenbürtigen Zellkörpern, den inneren Staubblattkreis zusammensetzt, während der obere Theil des Primordiums nun zum eigentlichen Blumenblatte wird.

Die Periblemzellen, welche zwischen diesen neuen Höckern und dem Fruchtblätter-Cyclom stehen, theilen sich in der äusseren Schicht auch weiterhin radial, die innere Schicht dagegen und das Plerom dieser Zone erfahren neben diesen auch Längstheilungen und Streckungen in dieser Richtung und bilden so das Rindengewebe

[1]) cf. das hierüber weiter unten Erwähnte.

und die Gefässbündel des Internodiums. In Folge dieser Theilungen entfernt sich der Blumenblattkreis mit dem dazugehörigen Staubblattkreis immer mehr von dem Cyclom; die Abhängigkeit der inneren Staubblätter von den Blumenblättern aber lässt sich noch lange Zeit hindurch ganz deutlich erkennen, obgleich letztere später so sehr im Wachsthum hinter den ersteren zurückbleiben, dass sie nur als Anhängsel auf dem Rücken jener erscheinen, wie dies ganz auffallend bei Gaura micrantha z. B. zu sehen ist.

Die Bildung der inneren Staubblätter, wie wir sie im Vorausgehenden betrachtet haben, ist also analog jener von Pfeffer [1]) an Primulaceen beobachteten, unterscheidet sich aber von derselben wesentlich darin, dass dort das Primordium zum Staubblatt wird, auf dessen Rücken dann das Blumenblatt hervorsprosst, während in unserem Fall das Primordium zum Blumenblatt sich entwickelt und das Staubblatt aus demselben auf der Innenseite hervorgeht.

Aus den vorausgeschickten Erläuterungen folgt demnach, dass der morphologische Werth des zweiten Staubblattkreises der Onagraceen nicht dem des ersten, oder dem der Kelch-, Blumen- oder Fruchtblätter gleichgesetzt werden kann. Die Glieder dieses Kreises sind nicht selbstständige Phyllome, sondern nur Dependenzen der Blumenblätter, in ihrer physiologischen Function jedoch stimmen sie vollkommen mit den normalen Staubblättern überein.

Im Zusammenhang mit dieser Einschiebung eines secundären Organkreises zwischen die primären steht dann auch die Erscheinung der Störung der Alternation der Organkreise der Blüthe. — Wir haben aber schon gesehen, dass vor der Anlage des zwischengeschobenen Kreises die Alternation der normalen Organkreise richtig eingehalten wurde, so dass die Störung, die durch sein Auftreten bewirkt wird, eigentlich eine blos scheinbare ist.

Wenn wir nun weiterhin dieses Abhängigkeitsverhältniss des zweiten Staubblattkreises von den Blumenblättern im Auge behalten, so dürfte auch jene oben erwähnte Beobachtung Prilieux's über Abnormitäten in der Blüthenbildung der Fuchsien nicht mehr besonders auffallend erscheinen. Die Sonderung des Stiels der Dependenz vom Mutterorgan ist früh unterblieben, dagegen hat sich die gemeinsame Basis stärker entwickelt, so dass die Anthere hoch

[1]) l. c. in Pringsheim's Jahrbücher. 1872.

oben auf die Blumenblattlamina zu stehen kam. Es ist demnach jene Abnormität nicht durch spätere Verwachsung früher getrennter Organe, sondern als durch das Unterbleiben der Differenzirung ihrer Stielglieder verursacht aufzufassen.

Ein weiterer Hinweis auf die secundäre Bedeutung des zweiten Staubblattkreises wird uns auch durch den Umstand geboten, dass derselbe bei mehreren Gattungen, ohne Beeinträchtigung der Function der Blüthe, wegfallen kann. Wie in den früheren Fällen von Hemmungsbildungen haben wir auch hier wieder Circaea und Lopezia zu erwähnen, zu denen sich auch noch Eucharidium gesellt.

Bei Circaea treten uns im entwickelten Zustande keine den Blumenblättern opponirte Staubblätter entgegen; wenn wir aber auf die jüngsten Stadien zurückgehen, so finden wir sie doch wenigstens der Anlage nach vor. In einiger Entfernung von dem Fruchtblatt-Cyclom nämlich bemerken wir in dem deutlich als Primordium sich absetzenden Höcker eine Periblemzelle besonders gross uns entgegen treten: Fig. 8 st''. Es bezeichnet dieselbe den Ort, von dem aus die Anlage des entsprechenden Staubblattes erfolgen soll. Bald gesellen sich zu dieser Zelle noch zwei andere derselben Reihe hinzu, und dann erfahren dieselben tangentiale Theilungen. Die Folge hiervon ist eine geringe Wölbung des Dermatogens des Primordiums nach aussen: Fig. 9 st''. Meistentheils haben hiemit die Theilungen ein Ende genommen; in vielen Fällen jedoch erfolgt auch noch eine radiale Theilung in der äusseren secundären Periblemschicht und die Hervorwölbung wird noch deutlicher. Hiemit aber hat sich die Bildungskraft der Pflanze an den betreffenden Stellen erschöpft und die Anlage gelangt zu keiner weiteren Entwicklung. — In Fig. 11 ist noch, dem Querschnitt einer jungen Blüthe entnommen, die entsprechende Queransicht eines jungen Primordiums abgebildet, in der uns die tangentiale und eine radiale Theilung mit der bewirkten Hervorwölbung in der Mitte des Primordiums entgegentritt. Die Uebereinstimmung dieser Erscheinungen mit denen einer normal entwickelten Blüthe, wie sie uns Fig. 7 u. 10 vorführt, ist zu auffallend, als dass jene Theilungen nicht sollten für die Anlage der betreffenden Staubblätter angesehen werden können.

Einen weit ausgesprocheneren Charakter haben die gleichen Bildungen bei Eucharidium (sp. concinnum). Hier tritt das Staub-

blatt ganz deutlich als Höcker aus dem Primordium hervor, aber nachdem es eine Grösse erreicht hat, die etwa dem Theil p Fig. 10 gleichkommt, verkümmert es und erscheint nunmehr bloss noch als eine kleine Wucherung an der Innenseite des Primordiums, das sich nun ganz zum Blumenblatt ausbildet.

Bei Lopezia endlich lässt sich auch eine allererste Anlage des zweiten Staubblattkreises nicht wahrnehmen. Ich habe schon gelegentlich des sehr späten Hervortretens der Blumenblatthöcker Erwähnung gethan; aber auch dann, wenn diese schon eine bedeutendere Grösse erreicht haben, lassen sich keine Theilungen beobachten, die als eine Anlage der betreffenden Staubblätter gedeutet werden könnten. Es scheint als ob die Thätigkeit dieser Pflanze sich hauptsächlich in dem Punkt concentrire, der auf die reichlichere Ausstattung des einzigen entwickelten Staubblattes des ersten Kreises hinzielt, und daher auch nicht einmal ein Versuch einer Anlage an den Primordien gemacht werde. —

Die nachfolgenden Organkreise kommen sowohl bei Lopezia als auch bei Eucharidium in der normalen Vierzahl vor, bei Circaea aber macht sich der Ausfall von zwei Theilen jedes Kreises auch weiterhin noch geltend, so dass wir in der entwickelten Blüthe bloss zwei Narben und nur zwei Placenten vorfinden. Ob die andern zwei angelegt werden, konnte aus den — obgleich zahlreichen — Präparaten nicht entschieden werden. Die mit Sicherheit nachgewiesenen Fälle von Unterdrückung angelegter Organe aber reichen hin, um zu beweisen, dass Aug. De St. Hilaire [1]) nicht Recht hat, wenn er behauptet, dass Circaea eine mit vollständig dimeren Organwirteln ausgestattete Blüthe habe, und gar keine Unterdrückung angelegter Organe bei derselben anzunehmen sei.

In wie weit die erwähnte Abhängigkeit des zweiten Staubblattkreises von den Blumenblättern, die bis jetzt nur für wenige Familien constatirt ist, allgemeinere Verbreitung haben wird, müssen weitere Untersuchungen darthun. Einer Mittheilung nach, die ich der Güte des Herrn Hofraths Schenk verdanke, zeigen die Plumbagineen dasselbe Verhalten wie die Primulaceen, und wenn De Candolle's Angabe über die Stellungsverhältnisse der Blüthenorgane zu einander wirklich Regel ist, so dürfte die von ihm erwähnte Störung der Alter-

[1]) Leçons de botanique. pag. 642. Paris 1841.

nation vielleicht auf die nämliche Ursache, wie bei den Onagraceen zurückzuführen sein. Er sagt nämlich über diesen Punkt Folgendes [1]: Dans les plantes régulières, et où le nombre des parties est égale dans tous les verticilles, les carpelles sont toujours alternes avec les sépales, quelque soit la position du verticille le plus voisin d'eux. Als Beispiele werden unter anderen Sedum, Sempervivum etc. angeführt... qui ont des étamines en nombre double des pétales, les unes alternes, les autres opposées avec eux. —

Was nun die weitere Entwicklung der Staubgefässe anbetrifft, so stimmen darin beide Kreise vollkommen überein. Aus dem Anfangs konischen Höcker differenzirt sich durch stärkeres Wachsthum in der oberen Hälfte der Antherentheil, während der untere zum Filament wird. An der oberen kolbenförmigen Verdickung zeigt eine auftretende Rille auf der Innenseite die Andeutung der Theilung in zwei Antherenhälften, während ihr gegenüber die Sonderung der Gefässbündelelemente beginnt. Eine ähnliche Rille tritt später auch rechts und links am Antherenkörper auf und wir haben nun die vollständige Andeutung der vier Antherenfächer.

Bevor noch aber dies ganz durchgeführt ist, treten im Periblem der Anthere die Theilungen auf, welche das Material liefern sollen für die Bildung der „Tapete" der Loculamente und für die der Pollenmutterzellen. Diese Theilungsvorgänge habe ich, soweit es bei Gelegenheit der Beobachtungen der Entwicklung der übrigen Organe verfolgt werden konnte, im Wesentlichen in Uebereinstimmung gefunden mit dem Verhalten, wie es von Warming [2]) bei Epilobium eingehender besprochen worden ist.

In Bezug auf die äussere Erscheinungsweise der Loculamente hingegen machen sich bei einzelnen Gattungen einige Unterschiede bemerkbar, die von Warming an keiner der zahlreichen Familien, die er untersuchte, beobachtet worden zu sein scheinen. Nur bei Acacia wird angegeben, dass hier mehrere Pollenbildungszellgruppen zerstreut im Gewebe der Anthere vorkämen. Eine dieser einigermassen ähnliche Bildung tritt uns bei den Onagraceen entgegen.

Bei Epilobium, Oenothera, Boisduvalia, Sphaerostigma, Godetia und Lopezia sind die Loculamente einfach und verlaufen gleich-

[1]) Organographie végétale. pars I. pag. 505.

[2]) „Ueber pollenbildende Phyllome und Caulome" in Hanstein's: Abhandlungen aus dem Gebiete d. Morph. u. Physiol. Heft IV. 1873.

mässig durch die ganze Höhe der Anthere. Bei Circaea ist das meist auch der Fall, jedoch kommen auch ab und zu Fälle vor, wo die Zellen der Tapete an gewissen Stellen ins Lumen des Loculaments hineinragen und eine einschichtige Scheidewand herstellen, die aber oft auch nicht vollständig ist, sondern in der Mitte eine runde Oeffnung frei lässt. Bei Clarkia, Eucharidium, Gaura micrantha und ganz besonders bei G. biennis, die sehr lange Antheren besitzt, ist diese Scheidewand immer vollständig und wird noch dadurch vervollkommnet, dass gleich bei der Anlage das Loculament nicht als ein einfaches erscheint, sondern durch eine, zwei oder mehr Parenchymlagen in mehrere übereinander liegende Theilfächer zerlegt wird. Gewöhnlich sind bei G. micrantha, an Stelle jedes einfachen Loculaments, drei, bei Clarkia vier bis fünf und bei G. biennis sechs solcher Theilloculamente vorhanden. In jedem derselben kommen, je nach den verschiedenen Arten, eine grössere oder geringere Anzahl von Pollenmutterzellen zur Ausbildung. —

Der nächstfolgende Kreis von Organen, mit dem wir uns nun zu beschäftigen haben, sind die Fruchtblätter, oder, um den von Hanstein vorgeschlagenen Ausdruck zu gebrauchen,

Die Carpidien.

Ueber die Zeit, den Ort und die Art ihres Auftretens ist weiter oben die Rede gewesen und sowohl Duchartre, als auch Payer stimmen darin überein, dass sie die Glieder dieses Wirtels nicht als gesonderte Höcker, sondern in Form eines Ringwulstes auftreten lassen. Huisgen [1]), der eine ähnliche Bildung auch bei Violaceen constatirt hat, bezeichnet dieselbe nach Hanstein's Vorschlag mit dem Namen „Cyclom". An diesem Cyclom, das durch ähnliche Zelltheilungen, wie wir sie schon öfter zu betrachten Gelegenheit hatten, hervorgebildet wird, treten, wie auch schon erwähnt wurde, in Folge localisirter Zelltheilungen, mit den normalen Staubgefässen alternirend, vier — bei Circaea zwei — höckerartige Hervorragungen ins Lumen desselben hinein. Auf dieser Entwicklungsstufe nimmt das Cyclom, wie die Längsschnitte in Fig. 7—10 zeigen, fast die ganze Fläche der Seitenwandung des Axenbechers ein, die unterhalb der Insertionsstelle der Primordien liegt. Da aber später dieser ganze Theil und namentlich auch die Zone, die zunächst dem

[1]) Ueber Entwicklungsgeschichte d. Placenten. Inaug. Diss. Bonn 1873.

Becherboden anliegt, sich bedeutend in die Länge streckt, so rückt auch das Cyclom mit den vier nun grösser werdenden Höckern immer weiter hinauf, so dass in vorgerückten Stadien dasselbe nur an der Bildung des oberen Theils des Fruchtknotens sich betheiligt. Dadurch, dass es in seiner ganzen Höhe und ebenso in der ganzen Peripherie durch Vermehrung und Streckung seiner Zellen weiterwächst, entsteht ein röhrenförmiges Gebilde, das auf seinem oberen, freien Rande die vier erwähnten Höcker trägt. Die trichterförmige Basis dieser Röhre bildet den Verschluss des Fruchtknotens nach oben zu, der eigentliche, mittlere röhrige Theil stellt den Griffel mit dem Griffelkanal her, und die vier Höcker, die durch das anfänglich stärkere Wachsthum ihrer Innenseite aus dem Lumen auf den Rand der Röhre treten, bilden die Narbenlappen. Aus dieser ganzen Erscheinungsweise der Carpidien als ringförmiger Wulst, sowie aus der etwas später auftretenden Differenzirung der vier Lappen aus demselben und aus dem ganzen Verhalten dieser Bildungen zum übrigen Theil des Fruchtknotens geht mit Bestimmtheit hervor, dass von einem Verwachsen der Ränder früher getrennt gewesener Fruchtblätter nicht die Rede sein kann; von einer solchen Verwachsung lässt sich auch in den jüngsten Stadien nichts sehen, und daher kann der unterständige Fruchtknoten der Onagraceen nicht als durch die Fruchtblätter gebildet angesehen werden, sondern muss unter die in neuerer Zeit von Hofmeister [1]) und Sachs [2]) befürwortete Auffassungsweise des unterständigen Fruchtknotens als hohlgewordene Axe eingereiht werden. —

Bevor ich zur Besprechung des nächsten Organkreises übergehe, muss ich noch eines interessanten Falles von Narbenbildung, der uns bei Epilobium entgegentritt, Erwähnung thun. In den jüngsten Stadien der Entwicklung erscheinen die Narbenlappen in der Blüthe dieser Gattung ganz in derselben Weise, wie bei allen übrigen Formen, den Blumenblättern opponirt; in der entwickelten Blüthe aber haben sie eine Stellung, die nicht mehr den Blumen- sondern den Kelchblättern opponirt ist. Es wird dies dadurch zu Stande gebracht, dass die Mittelpartieen der Narbenlappen allmählig hinter den Seitentheilen im Wachsthum zurückbleiben. Die Folge hievon, sowie von der Erhebung jenes Theils des Griffels, der an

[1]) Morphologie. pag. 551.

[2]) Lehrbuch der Bot. pag. 460.

der Basis und zwischen zwei primären Lappen liegt, ist, dass wir die oben erwähnte Stellung der Narbenlappen erhalten, deren Ränder nun da zu stehen kommen, wo früher die Mediane der primären Lappen war. Wir haben also bei Epilobium den nicht häufigen Fall von „Commissuralnarben", die nicht allein entwicklungsgeschichtlich, sondern auch durch den Verlauf der Gefässbündel sich als solche legitimiren. Bei allen Gattungen mit normaler Stellung der Narben nämlich verlaufen im Griffel vier gesonderte Gefässbündel, von denen je einer einem Narbenlappen entspricht und an der Spitze desselben einfach, ohne sich zu theilen, endet. Bei Epilobium tritt uns im unteren Theil des Griffels, auf einem Querschnitt, die gleiche Anzahl von Gefässbündeln entgegen; wenn wir uns aber dem oberen Drittel beim Schneiden nähern, so erscheinen die Gefässbündeldurchschnitte nicht mehr rund, sondern oval, und je weiter wir nun nach oben gehen, desto stärker sehen wir dieselben tangential gestreckt, bis sie endlich bisquitförmig werden und zuletzt vollständig in zwei Aeste getheilt uns entgegen treten. Der rechte Ast des einen und der linke des benachbarten nähern sich weiter nach oben einander immer mehr und stossen an der Spitze des secundär entstandenen Lappens aneinander. Noch deutlicher tritt uns dies Alles auf einem Längsschnitt entgegen. Wir sehen hier deutlich den einfachen Verlauf der Gefässbündel durch den ganzen Griffel hindurch bis gegen sein oberes Ende. Hier erfolgt dann die Gabelung, und die gebildeten Aeste gehen nun wie angegeben in die secundären Lappen ein. Das einfache Gefässbündel im Griffel liegt demnach hier nicht mehr in der verlängert gedachten Axe des Narbenlappens, sondern in einer Richtung, die zwischen die Ränder zweier benachbarter Lappen fällt.

Eine Mittelstufe zwischen dieser Bildung bei Epilobium und dem normalen Verhalten bei den übrigen zeigt uns Gaura biennis. Diese hat im entwickelten Zustande normale Stellung der Narben; aber zwischen diesen primären Lappen sehen wir noch eine Wucherung des Gewebes auftreten, welche an der Basis derselben quer über diese sich hinzieht. Wir erhalten dann auf einem geeigneten Längsschnitt spornartige Anhänge am Grunde der Narben. Die Gefässbündel verlaufen durch den Griffel bis in die Spitzen der Narbenlappen einfach, ohne sich zu theilen; an der Stelle aber, wo die kleinen Anhänge zu stehen kommen, machen sie eine geringe

knieförmige Biegung gegen dieselben hin und erscheinen hier auch etwas dicker wie im übrigen Theil. Eine wirkliche Theilung findet jedoch nicht statt. —

Placenten.

Die Deutung dieses letzten Kreises von Organen ist bei den verschiedenen Autoren, die diese Frage behandelt haben, eine sehr verschiedene gewesen; da es sich aber hier nicht um eine spezielle Untersuchung einzig über die Placentenentwicklung handelt, so kann ich auf die zahlreichen Arbeiten, die diesen Punkt behandeln, nicht näher eingehen, sondern will nur kurz die Hauptansichten mit ihren Vertretern anführen. — Die älteren Botaniker, wie R. Brown und De Candolle, hielten sie für Bildungen der verwachsenen Fruchtblattränder. A. Richard [1]) und viele französische Forscher unterschieden zwischen Scheidewand, die durch die Verwachsung der Fruchtblattränder, und zwischen dem eigentlichen, die Ovula tragenden Theil — „cordon pistillaire", — der aus Verzweigungen der Axe hervorgehe.

Schleiden [2]), in seiner Arbeit „über die vegetativen Organe" sowohl, als auch in anderen Schriften [3]), hielt sie für Axillarzweige der Fruchtblätter, die sich dann seitwärts biegend mit den Rändern der letzteren verwachsen.

Treviranus [4]) hingegen sprach sie für Blattgebilde an, die den andern Blattorganen der Blüthe gleichwerthig seien. In neuerer Zeit neigte man sich wieder mehr der alten Brown'schen Ansicht zu, welcher entgegen aber Hanstein in seinen Vorlesungen den Standpunkt Treviranus' vertrat, was Veranlassung zu vorstehenden Untersuchungen war. In neuester Zeit wurde, nachdem ich an Epilobium und Oenothera entwicklungsgeschichtlich die Selbstständigkeit der Placenten nachgewiesen hatte [5]), dieselbe in einer speziellen Arbeit von Huisgen [6]) und dann von Hagen [7]) auch an anderen Familien bestätigt.

---

[1]) Eléments de bot. 1837.

[2]) Wigmann's Archiv. Jhrg. 1837.

[3]) Grundzüge d. wissenschftl. Bot. pag. 501.

[4]) Physiologie d. Gew. Bonn 1838. II. Bde. Pars I. pag. 333.

[5]) s. o. Anmerkung.

[6]) Ueber Entwicklgsgesch. d. Placenten. Inaug. Diss. Bonn 1873.

[7]) Ueber Anat. u. Entwgesch. d. Mesembryanthemeen. Bonn 1873.

Von den beiden Autoren, welche die Entwicklungsgeschichte der Onagraceen studirt haben, hält Duchartre die Placenten für Randproducte der verwachsenen Fruchtblätter. Sie erscheinen nach ihm als Wülste an den Wänden des oberen Theils des Fruchtknotens, wachsen dann gegen den Boden der Ovarialhöhle hin und verwachsen hier zu einer Art centralen Höcker, der die äusserste Spitze der Axe repräsentiren soll.[1])

Payer hingegen spricht sich über diesen Gegenstand ganz anders aus. Er unterscheidet bei der Bildung der Placenten einen doppelten Vorgang: der untere Theil derselben wird nach ihm in Folge des Auftretens vier kleiner Grübchen an der Basis jedes Carpellarhöckers, am Grunde des Axenbechers gebildet; im innern Winkel dieser Grübchen erscheinen dann zwei leistenförmige Verdickungen, „cordons placentaires", die die Ovula tragen. Der obere Theil der Placenten hingegen soll durch Seitenleisten gebildet werden, welche, den unteren axilen Leisten entsprechend, sich von der Wand des Fruchtknotens nach dem Centrum zu ausdehnen und hier miteinander verwachsen. Er spricht sich hierüber folgendermassen aus[2]): la partie supérieure de la cavité ovarienne devient quadriloculaire comme la partie inférieure, mais par un autre procédé-dans le premier cas, ce sont des trous qui se creusent dans le fond du receptacle, dans le second, ce sont des cloisons qui partent de la circonference et se rencontrent au centre et s'y soudent. — Der Ausdruck „se creusent" bezeichnet aber nur in sehr vager Weise die hiebei auftretenden Erscheinungen; über die thatsächlichen Entwicklungsvorgänge jener Leisten sagt er nichts Bestimmtes aus, und ausserdem findet jener von ihm erwähnte Vorgang bei der Bildung der Placenten in der That nicht statt.

Auf Van Tieghem's Ansichten über diesen Gegenstand, die ich früher schon erwähnt habe, werde ich weiter unten zurückzukommen Gelegenheit haben, und gehe daher zur Darlegung meiner eigenen Beobachtungen über die Bildung der Placenten über.

Nachdem an dem Cyclom die Anlage der vier Narbenlappen erfolgt und auch eine deutliche Sonderung in Griffel und Narben erschienen ist, treten am Grunde des Axenbechers mit den vier Narbenlappen alternirend uns vier neue Höckerbildungen entgegen.

[1]) l. c. pag. 344.

[2]) l. c. Text. Onagracées.

Sie haben mit Bezug auf die eigentliche Vegetationsspitze eine seitliche Stellung und werden nicht durch einen unbestimmten Prozess von „Aushöhlung", sondern, wie uns Fig. 14 u. 15 zeigen, durch ganz ähnliche Theilungsvorgänge im Periblem hervorgerufen, wie sie uns bei Betrachtung der Anlage der früher besprochenen Organe entgegentraten. Beim allerersten Auftreten dieser vier Neubildungen nimmt der Vegetationspunkt die tiefste Stelle im Centrum zwischen diesen vier peripherischen Höckern ein, wie sich in einer entsprechend jungen Blüthe aus dem Wechsel der Einstellung des Mikroskopes ergibt. Wenn wir nämlich ein Präparat vor uns haben, das ein Entwicklungsstadium repräsentirt, wie es in Fig. 13 wiedergegeben ist, so sehen wir bei oberflächlicher Einstellung die Conturen eines runden Höckers, die nach beiden Seiten zu abfallend in das Gewebe des Bechergrundes sich verlieren (Contour 1). Beim langsamen Senken des Tubus verschwindet die Deutlichkeit dieser Contour immer mehr, bis wir, bei einer mittleren Einstellung, von ihr nichts mehr deutlich unterscheiden können, dagegen uns scharfumschrieben die Contour (2) entgegentritt, die quer von der einen Seite des Fruchtknotens zur gegenüberliegenden verläuft; sie erscheint da, wo sie der Fruchtknotenwand anliegt, am höchsten und steigt sanft ab gegen das Centrum, das die tiefste Stelle einnimmt. Gehen wir nun mit dem Tubus noch tiefer, so verschwindet uns auch diese Contour und wir erhalten allmählig wieder ein Bild (Contour 3), das dem zuerst (1) beobachteten entspricht. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass wir hier vier seitliche, je zwei einander gegenüberstehende Höcker haben, die sanft nach dem eigentlichen Vegetationspunkt zu absteigend, in diesem, der die tiefste Lage zwischen ihnen einnimmt, sich vereinigen. Wenn dann jene vier Höcker in die Höhe wachsen, so wird der Vegetationspunkt auch, gleichsam passiv, mit emporgehoben, und wir erhalten dann auf einem Querschnitt (Fig. 12) das Bild eines Kreuzes mit gleichen Armen, die in der Nähe der Axenwandung breiter und höher sind, als in ihrer mittleren Partie.

Ganz ähnliche Ansichten, wie die eben besprochenen, bieten uns die Fig. 14 u. 15. In der ersteren haben wir eine der Fig. 13 entsprechende Lage und bemerken in dem vorderen Höcker die tangentialen und radialen Theilungen im oberen Periblem, wie wir sie bei allen Neubildungen auftreten sahen. Etwas Aehnliches haben

wir in Fig. 15, die uns einen Längsschnitt vorführt, der in der Richtung a b Fig. 12 gelegt ist. Die Placenten haben hier schon eine stärkere Entwicklung erreicht; sie zeigen uns die jetzt viel höher gewordenen, der Axenwandung anliegenden oberen Ränder, und in ihrem Durchschnitt en face sehen wir jederseits, der betreffenden Placenta entsprechend, eine tangentiale Theilung im Periblem. —

Aus dem eben über die erste Anlage dieser Höcker Mitgetheilten, aus ihrer Lage zum Vegetationspunkt, aus den Vorgängen in den ihnen entsprechenden Periblemzellen und aus der Richtung des Wachsthums der Oeffnung des Axenbechers zu, nicht von dieser nach dem Grunde hin, geht, glaube ich, zur Genüge hervor, dass man die Placenten, die eben diese Höcker sind, nicht als Verwachsungen der Fruchtblattränder ansehen kann, sondern dass man sie als den übrigen Phyllomkreisen coordinirte, selbstständige Blasteme auffassen muss. Von einer Verwachsung lässt sich in keinem Entwicklungsstadium etwas bemerken, und selbst das histologische Verhalten bietet durchaus keine Anhaltspunkte hiefür. In jungen Zuständen zeigen die Placenten-Leisten einen etwa parallelopipeden Querschnitt, an dem beiderseits die entsprechende Dermatogenschicht, rechts und links eine an diese sich anschliessende einfache Periblemlage und in der Mitte, von diesen eingeschlossen, ein später mehrschichtig werdendes Plerom bemerkbar wird. Alle diese Schichten liegen parallel nebeneinander. Erst viel später, wenn an der dem Centrum zugewandten Seite der Placenta durch localisirte Theilungen rechts und links zwei Längswülste auftreten, zeigen die Zellschichten nach diesen Wucherungen divergirende Richtungen in ihrem Verlauf; immer aber verläuft die mittelste Schicht gerade bis zu dem Punkte hin, wo jene Divergenz beginnt, und hört dann hier auf. Wäre die Annahme einer Verwachsung richtig, so könnte letzteres nicht der Fall sein, und ausserdem müssten wir dann, auch in den jüngsten Zuständen, immer mehr Zelllagen in den Placenten beobachten können, als uns wirklich entgegentreten: wir müssten zwei Dermatogenlagen rechts und links, und zwei sich aneinanderlegende in der Mitte der Leiste haben; zu diesen müssten dann noch die Periblem- und Pleromzellen jedes der Blätter, die mit einander verwachsen, hinzukommen, so dass wir wenigstens zehn Zelllagen parallel nebeneinander, auch in sehr jungen Leisten, haben würden. Die direkte

Beobachtung zeigt uns aber, dass so viele Zelllagen kaum in vollständig ausgebildeten Placenten zu sehen sind.

Sowohl die Placenten, als auch das sie im Centrum verbindende Gewebe des Vegetationspunktes wachsen gegen den oberen Theil des Fruchtknotens hin und zwar behalten sie immer die in Fig. 15 angedeutete Form, d. h. es sind erstere auf der der Axenwandung anliegenden Seite höher, als auf jener, die an die Columella stösst. Diese selbst hört etwa in halber Höhe des Fruchtknotens zu wachsen auf und die Placenten setzen sich nun frei fort bis an den Grund des Griffelkanals. Dieses Wachsthum der Placenten findet nicht nur in verticaler, sondern auch in horizontaler Richtung statt und daher treffen dann die Placenten in der Richtung der verlängert gedachten Columella aufeinander; aber wenn auch die Berührung sehr innig ist, so findet doch keine spätere Verwachsung an dieser Stelle statt. — Aus dem eben Gesagten geht nun hervor, dass auch im oberen Theil des Fruchtknotens die Scheidewände desselben nichts Anderes sind, als die oberen Theile der in die Höhe wachsenden Placenten, die auf der einen Seite immer höher sind, als gegen die Mitte des Fruchtknotens zu. Davon, dass diese Leisten im oberen Theil parietalen, also von dem unteren verschiedenen Ursprungs seien, wie Payer annimmt, lässt sich in keinem Stadium etwas bemerken und die stufenweise Verfolgung der Entwicklung zeigt, dass seine Ansicht nicht richtig ist.

Wenn wir weiterhin das Wachsthum der Placenten und des Griffels im Auge behalten, so wird uns auch erklärlich, wie Schacht [1]) dazu kam, irrthümlicher Weise die Stellung der Fruchtblätter als den Kelchblättern opponirt in sein Diagramm einzuzeichnen. Machen wir nämlich einen Querschnitt durch eine Blüthe, in der der Griffel als Röhre mit den vier Lappen auf dem Rande schon differenzirt ist — also etwa in der Richtung a b Fig. 17 — so werden wir auf demselben die Durchschnitte des eigentlich gelappten Theils des Fruchtblättercycloms nicht mehr, dagegen aber wohl jene durch die oberen Enden der Placenten erhalten, die hier, am Grunde des Griffelkanals, ein ganz ähnliches Bild geben, wie die Lappen des Cycloms in sehr jungen Anlagen. Es ist nun leicht erklärlich, dass, wenn die Sache nicht genauer verfolgt wird, diese letzteren für

[1]) s. o.

die Fruchtblattqueransichten gehalten werden können. Aber schon makroskopisch überzeugt man sich leicht von der Unrichtigkeit dieser Angabe, da man die Placenten als den Kelchblättern entsprechend liegen sieht, und wenn sonst kein Grund für eine Annahme einer Störung der Alternation spricht, so kann man füglich den Fruchtblättern nicht dieselbe Stellung zukommen lassen. Gelingt es, Querschnitte durch solche Entwicklungsstadien zu erhalten, in denen die Griffelbildung noch nicht zu weit fortgeschritten ist, so kann man, wenn man von oben nach dem Inneren der Blüthe zu sieht, beim Senken des Tubus successive die Insertionsstellen, — freilich nicht mit gleicher Deutlichkeit — der Kelch-, Blumen-, Staubblätter, Cyclomlappen und zu unterst die Placenten-Queransichten zu sehen bekommen. Alle diese normalen Kreise alterniren miteinander, und folglich stehen auch die Fruchtblätter, oder richtiger die Lappen des Cycloms, den Blumenblättern, die Placenten, mit diesen alternirend, den Kelchblättern opponirt. —

Discus.

Derselbe entsteht als secundäre Bildung, nach der Sonderung des Cycloms in Griffel und Narben und nach Anlage der Placenten, als Wucherung an der Basis und auf der Rückseite des Griffels. Durch vorwiegend in tangentialem Sinne sich wiederholende Theilungen des Periblems wird bei Circaea und Lopezia um die Griffelbasis herum eine becherförmige Umwallung gebildet, die bedeutende Mächtigkeit erlangt. Bei Oenothera, Epilobium und den meisten andern rückt diese Wucherung mehr und mehr zwischen Cyclom und den nächst vorausgehenden Kreis, also in das Internodium, das in Folge seiner starken Streckung die Insertionsstellen der Blumen-, Staub- und Kelchblätter sehr weit vom Cyclom wegrückt und so die sogenannte „Kelchröhre“ zu Stande bringt. Hier entwickelt sich der Discus nicht so stark wie im vorigen Fall und lässt neben den tangentialen auch radiale Theilungen wahrnehmen. Bei Boisduvalia endlich rückt dieser Discus sehr weit in dem Internodium hinauf und erscheint nun seinerseits als cyclomartiges Gebilde, das in einer gewissen Höhe den Griffel umgürtet. Wir erhalten auf diese Weise über dem Fruchtknoten gleichsam ein zweites Stockwerk, das aus einem cylindrischen Raum gebildet wird, dessen Decke der Discus einnimmt, und welches von einer Mittelsäule, dem Griffel, durchsetzt ist.

Nachdem ich so die Thatsachen vorgeführt habe, welche sich aus dem Studium der Entwicklungsgeschichte der Blüthe und ihrer Organe ergeben haben, will ich auch über den

Gefässbündelverlauf

in der Blüthe noch einige Beobachtungen anführen, die dem auf anderem Wege erhaltenen Resultate eine Stütze zu geben im Stande sein werden.

Den einfachsten Fall bietet uns Circaea. Bei dieser treten in der unteren Hälfte des Blüthenstiels die Gefässbündel in einem vollständigen Ringe auf. In der oberen Hälfte desselben gruppiren sie sich zu vier gesonderten Partieen, die am Grunde des Fruchtknotens auseinandergehen und in die Fruchtknotenwandung eintreten. Zwei einander gegenüber liegende dieser vier primären Bündel erfahren schon bei ihrem Eintritt in die Fruchtknotenwandung eine Theilung ihrer Masse in einen inneren, schwächeren und einen äusseren, kräftigeren Ast; beide verlaufen dann, ohne sich weiter zu verästeln, durch die ganze Fruchtknotenwand hinauf, und zwar geht der äussere in das Kelchblatt, der innere in das diesem opponirte Staubblatt. Von dem inneren Aste werden in einer gewissen Höhe einige Gefässe, die schief durch die Placenta verlaufen, zu dem einen Ovulum, das an derselben sich entwickelt, abgegeben. Bis zu dieser Stelle, also bis etwa in halber Höhe des Fruchtknotens, ist das Gefässbündel für Placenta und Staubblatt gemeinsam, erst darüber hinaus kann es als eigentliches Staubblattgefässbündel aufgefasst werden. — Die zwei anderen primären Bündel, die mit den vorigen alterniren, sind etwas schwächer als diese und verlaufen, ohne eine Theilung am Grunde des Fruchtknotens zu erfahren, einfach bis ins oberste Viertel des Fruchtknotens. Hier, an der Insertionsstelle des Griffels, theilen sie sich nun auch in zwei Aeste, von denen der innere in den Griffel bis zum entsprechenden Narbenlappen, der äussere aber in das Blumenblatt verläuft. Dieser letztere nimmt in dem an der Spitze herzförmig gelappten Petalum die Mediane desselben ein und gibt nach rechts und links Ausläufer für die Lamina ab. Durch diesen Verlauf des Gefässbündels wird also der Gedanke ausgeschlossen, als ob jene herzförmige Theilung auf die Vierzahl der Petala hinwiese. —

Ein durch die grössere Zahl der Organe der einzelnen Kreise

bedingtes, complicirteres Verhalten zeigen die meisten übrigen Formen, von denen ich specieller Oenothera anführen will.

Die Sonderung des Gefässbündelcylinders in acht von einander deutlich getrennte Gruppen tritt schon etwas oberhalb der Basis des Blüthenstiels ein. Auf dem Querschnitt erscheinen vier derselben grösser, als die vier andern, die mit ihnen alterniren. Die ersteren erfahren noch vor dem Eintritt in die Fruchtknotenwand schon eine Theilung in zwei Aeste. Der äussere, dickere Ast (s* Fig. 16 u. 17) verläuft, ohne sich weiter zu verästeln, einfach durch die Wand des Fruchtknotens bis in das Kelchblatt; erst hier theilt er sich, um die Maschen in demselben zu bilden. Der innere, der auch aus mehreren Strängen besteht, sendet die äusseren derselben (st* Fig. 16 u. 17) in die Staubblätter des äusseren Kreises, während aus seinen inneren (pl) zwei einander sehr genäherte Gefässbündelchen, schief durch die Placenta aufsteigend, hervorgehen, die dann an dem verdickten Rande der letzteren im Bogen auseinanderweichen und rechts und links das entsprechende Ovulum mit Gefässen versehen.

Wenn, wie gegen die Spitze der Placenten hin, keine Ovula mehr erzeugt werden, verlaufen auch diese Stränge mit den andern vereint in die normalen Staubgefässe. Die vier kleineren primären Bündel erfahren am Grunde des Fruchtknotens keine Theilung, wie die vorigen, sondern verlaufen durch den grössten Theil des Fruchtknotens einfach (p, Fig. 16 u. 18). Erst im oberen Drittel desselben tritt eine Theilung ein und wir erhalten nun einen inneren Ast (g Fig. 18), der im Griffel bis zum entsprechenden Narbenlappen verläuft, und einen äusseren (pt), der sich als einfach durch die ganze sogenannte Kelchröhre fortsetzt und erst an der Insertionsstelle des zweiten Staubblattkreises einen inneren Ast an das entsprechende Staubgefäss und einen äusseren zum Blumenblatt sendet. Wir können demnach auch hieraus die Abhängigkeit des ersteren vom letzteren erkennen. Bemerken will ich noch, dass im oberen Theil des Fruchtknotens, etwa in der Höhe, wo die Griffelgefässbündel sich abzweigen, auch einige Queranastomosen zwischen den einzelnen Bündeln erscheinen; im übrigen Theil des Fruchtknotens habe ich solche nicht beobachtet.

Von diesem eben auseinandergesetzten Verhalten abweichend

sind die Deutungen und Angaben, die Duchartre und Van Tieghem versucht und vorgeführt haben.

Duchartre [1]) sieht nämlich in den vier Gefässbündeln, die den Fächern entsprechen (p unserer Fig. 16 u. 18), die Mediannerven der Fruchtblätter. Dies ist aber nicht richtig, da letztere sich erst viel höher von dem Gefässbündel p abzweigen, und somit dieses in seinem unteren Theil nicht als ausschliesslich dem Fruchtblatt angehörend angesehen werden kann. Dasselbe ist eben in dem Theil beiden gemeinsam, wie auch in einer normal entwickelten Axe die Gefässe des Internodiums nicht ausschliesslich die unteren Theile der Blattspuren und Sprosse sind, sondern dem Internodium selbst angehören und allenfalls als gemeinsame Gefässbündel betrachtet werden können. Mit dieser Deutung der ganzen Fruchtknotenwand als Product der Fruchtblätter steht dann auch in Verbindung, dass er in der Columella die ganze, vollständige Axe repräsentirt sieht und ihr auch vollständige Axenstructur zukommen lässt. Er gibt nämlich an, auf Querschnitten an der der Columella zugewendeten Seite der Placenten die Durchschnitte zweier einander genäherter, ziemlich schwer zu unterscheidender Gefässbündel gesehen zu haben, die Gefässe zu den benachbarten Reihen von Ovulis abgeben. Diese Querschnitte rühren nach ihm von vertical verlaufenden Gefässbündeln her, die der Columella angehören sollen, woraus dann der Schluss gezogen wurde, dass diese selbst die ganze Axe der Blüthe repräsentire. Aehnliches behauptet er auf Längsschnitten gesehen zu haben. Er scheint sich aber hiebei in einem Irrthum befunden zu haben. Auf Längsschnitten lässt sich ein solches, der Columella ausschliesslich angehöriges Gefässbündelsystem nicht beobachten; wahrscheinlich hat ihm eine Ansicht wie die unserer Fig. 17 vorgelegen, wo vorne und hinten die zwei Gefässbündelpaare, die hier nicht eingezeichnet sind, zu sehen waren. In diesem Falle sieht man dann wohl aus dem in der Mitte liegenden Gefässbündel nach rechts und links Gefässe zu den Ovulis gehen, aber der Hauptstamm, aus dem sie hervorgehen, gehört der Axenwandung an, nicht der Columella. — Wenn wir dann weiter uns vergegenwärtigen, dass jene Gefässbündel, die durch die Placenten der Columella zu verlaufen, einen schief nach aufwärts stei-

[1]) l. c. pag. 350.

genden Gang nehmen, so kann es sich sehr leicht ereignen, dass wir auf dem Querschnitt sie gerade an einer solchen Stelle treffen, an welcher der übrige schief aufsteigende Strang wegfällt und nur jene Partieen auf dem Schnitt sichtbar werden, die nach rechts und links zu den Ovulis gehen; und in diesem Falle, wo die Verbindung zwischen dem Wandungsgefässbündel und den nach rechts und links auseinandergehenden Bündelchen fehlt (wie z. B. Fig. 16 links), könnte man leicht versucht sein, jene Durchschnitte als längsverlaufenden Bündeln angehörig aufzufassen Eine aufmerksame Beobachtung aber thut sowohl auf Quer-, als auf Längsschnitten dar, dass solche Gefässbündel in der Columella nicht vorkommen. Und wenn wir die ganze Entwicklungsgeschichte der Blüthe uns vergegenwärtigen, so können wir eigentlich auch gar keine Gefässe in der Columella erwarten. Dieselbe repräsentirt uns ja jetzt nicht mehr die ganze Axe, sondern nur einen Theil derselben. Die peripherische Partie hat sich, wie sich ganz unzweideutig aus der Entwicklungsgeschichte ergiebt, stärker entwickelt, als die centrale, und nothwendigerweise müssen auch die Gefässbündel in diesem peripherischen, das Hohlwerden der Axe bedingenden Theil sich befinden; das von diesem Gefässbündelring nach innen zu liegende Gewebe geht allein als Fortsetzung in die Columella ein, die auf diesem Standpunkt des Meristems stationär bleibt und sich nicht weiter entwickelt.

Darin, dass die Gefässe im Fruchtknoten nicht mehr einen vollständigen, geschlossenen Ring bilden, sondern als einzelne, gesonderte Gruppen auftreten, die durch Parenchym von einander getrennt sind, liegt noch kein Grund, sie desshalb für Blattgefässbündel anzusehen: dies kann mit Recht nur da erst geschehen, wo aus diesen Bündeln wirklich Aeste für die verschiedenen Blattorgane abgegeben werden; bis zu dieser Stelle müssen sie als der Axe angehörig betrachtet werden. Wollte man den einfachen Verlauf und das Auftreten der Bündel als gesonderte Gruppen im Fruchtknoten der Onagraceen als für die Blattnatur des letzteren sprechend ansehen, dann müsste man auch consequent den grössten Theil des Blüthenstiels von Oenothera als aus Blattorganen zusammengesetzt betrachten, da die Sonderung des Gefässbündelrings in mehrere einzelne, selbstständige Gruppen schon unterhalb der

Hälfte desselben sich geltend macht. Eine solche Deutung dieses letzteren aber würde sicherlich ganz unzulässig sein. —

Eine in manchen Punkten von der vorigen abweichende Deutung ist die, welche von Van Tieghem, auf Untersuchungen an Fuchsia fulgens basirt, versucht wird. Nach meinen Untersuchungen an Fuchsia coccinea sind die Abweichungen dieser von Oenothera nur ganz untergeordneter Natur. Die Abzweigung der Griffelgefässe aus den am Rücken der Fächer liegenden Bündeln (Fig. 16 p) findet nämlich hier schon in halber Höhe des Fruchtknotens statt, also etwas früher, wie bei Oenothera, mit welcher sonst Fuchsia der Hauptsache nach übereinstimmt.

Van Tieghem, von der Ansicht ausgehend, dass jedes Blattgebilde einen Median- und zwei Lateralnerven habe, hält nun jene Griffelgefässbündel für die Mediannerven der Fruchtblätter, dagegen die vier den Scheidewänden entsprechenden, inneren Aeste st* der Gefässbündel s* unserer Fig. 16 (seiner Fig. 65 c′ vor a) für die Lateralnerven derselben und zu diesem Zwecke nimmt er an, dass diese Gefässe (st) aus zwei einander genäherten Gruppen bestünden. Von einer solchen Annäherung von Gruppen zweier verschiedener, benachbarter Blätter lässt sich aber in der That nichts beobachten, und ausserdem kann die Deutung derselben als Lateralnerven auch aus anderen Gründen nicht zulässig erscheinen. Er selbst sieht nämlich ganz richtig diese Zweige als Zweige der äusseren Gefässbündel an, die auch nach ihm in das Kelchblatt verlaufen. Wenn er sie nun trotzdem als Lateralnerven auffasst, so wäre dies gewiss ein höchst sonderbarer und unwahrscheinlicher Fall, da wir dann in demselben Blattorgane Gefässe hätten, die aus zwei verschiedenen Blättern herstammen würden. Ausserdem würden wir nach den Angaben, die er selbst über die Abzweigungen der Gefässe macht, zu der gleichfalls unnatürlichen Folgerung gelangen müssen, dass die Lateralnerven desselben Blattes ihre Insertion tiefer haben, als der Mediannerv, der doch der Hauptnerv des Blattes ist, von dem jene erst sich abzweigen sollten. Es wiederspricht einer solchen Deutung, wie wir sehen, sowohl die theoretische Betrachtung, als auch das thatsächliche Verhalten. Das, was er für Lateralnerven hält, ist, wie wir gesehen haben, das Bündel, welches in der ganzen Höhe des Fruchtknotens die Gefässe durch

die Placenten zu den Ovulis hinsendet. Man könnte also bis zu der Höhe, über welche hinaus keine Gefässe mehr zu den Ovulis abgegeben werden, das Gefässbündel als das der Placenta zukommende ansehen; erst über diese Höhe hinaus kann dasselbe als Gefässbündel des dem Kelchblatte opponirten Staubblattes betrachtet werden. Für diese Auffassung würde die schon sehr tief erfolgende Abzweigung desselben von dem Kelchblattgefässbündel sprechen, in Uebereinstimmung mit der an der Axe am tiefsten liegenden Insertion der Placenten. Will man aber auch diese Deutung nicht zulassen, so muss man doch jedenfalls, bis zu dem Punkte der Abzweigung, das Gefässbündel als der Placenta und dem betreffenden Staubblatt gemeinsam ansehen und darf es nicht willkürlich bloss als Lateralnerven des Fruchtblattes ansprechen. — Um bei der Deutung der inneren Gefässbündel von st* der Fig. 16, als ausschliessliche Lateralnerven der Fruchtblätter, doch auch die für die Staubblätter des ersten Kreises herauszubekommen, lässt Van Tieghem die Gefässbündel der Kelchblätter (s* Fig. 16 u. 17), die, wie wir gesehen haben, durch die ganze Fruchtknotenwand hindurch ohne sich zu theilen verlaufen, in gewisser Höhe sich gabeln, um so einen inneren Ast zum Staubblatt und den äusseren zum Kelchblatt zu senden. Ein einziger entsprechender Längsschnitt hätte hingereicht, um zu zeigen, dass eine derartige Theilung dieses Gefässbündels in jener Höhe nicht mehr stattfindet und dass die sogenannten Lateralnerven eben nichts Anderes sind, als die schon am Grunde des Fruchtknotens sich sondernden Gefässbündel des äusseren Staubblattkreises.

Aus Allem diesem geht, wie ich glaube, zur Genüge hervor, dass auch das anatomische Verhalten nicht zu Gunsten der von Duchartre und Van Tieghem versuchten Erklärungsweise des unterständigen Fruchtknotens und der Placenten spricht, während dasselbe ganz zwanglos die auf entwicklungsgeschichtlichem Wege erhaltenen Resultate bestätigt und bekräftigt. — Es bleibt mir nun noch übrig, auch die

Entwicklung der Samenknospen

einer kurzen Betrachtung zu unterwerfen.

Seit Cramer's[1]) Untersuchungen an zahlreichen vergrünten

[1]) Bildungsabweichungen u. morphol. Bedeutung des Pflanzeneies. Zürich 1864. pag. 120.

Blüthen wurden, wie dies einige der älteren Botaniker gethan hatten, die Ovula allgemein als einem Blatt oder Blattzipfel äquivalent gehalten. Früher schon hatte, auf ähnliche Beobachtungen gestützt, Brongniart [1]) die Richtigkeit dieser Ansicht darzulegen versucht. Spätere Untersuchungen aber haben dargethan, dass dies nicht immer und in allen Fällen so ist.

So wies z. B. Payer [2]) nach, dass bei Urticaceen, Polygoneen, Amarantaceen u. a. die Ovula axiler Natur seien.

Eichler [3]) wies Aehnliches bei den Helosideen nach.

Hanstein und Schmitz [4]) zeigten, dass bei Piperaceen auch das Ende der Blüthenaxe zum Ovulum werde.

Magnus [5]) stellte dasselbe für Najas fest, Finger [6]) für Mirabilis Jalappa und Huisgen [7]) bewies, dass das Ovulum der Malvaceen ein echter Spross in der Achsel des Fruchtblattes sei.

Auf einige der vorausgehenden Beobachtungen, so wie auf seine eigenen vergleichenden Untersuchungen an Coniferen, Gnetaceen und dann an Primula, Centaurea, Delphinium, Aconitum u. a. gestützt, erklärte in neuerer Zeit Strassburger [8]) die Samenknospen allgemein für metamorphosirte Knospen. Er sagt in seinen Schlussbetrachtungen pag. 409 hierüber Folgendes: „Unsere Untersuchungen an Coniferen und Gnetaceen haben ergeben, dass die Samenknospe eine metamorphosirte Knospe ist, und dass der Nucleus dem Stammtheil, die Integumente den Blättern dieser Knospe entsprechen. Ist unsere Auffassung von dem Zusammenhange mit den Metaspermen richtig, so wird dasselbe auch wohl für die Samenknospen dieser letzteren gelten."

Allgemein kann jedoch auch diese Ansicht nicht gelten, da,

---

[1]) Sur la structure du pistil et l'origine des ovules; in Ann. d. sc. nat III. Série. 2. Bd. 1844.

[2]) Organogénie de la fleur. Taf. 60. 64. 74.

[3]) Botan. Ztg. 1868.

[4]) Monatsberichte d. niederrhein Ges. f. Nat. u. Heilk. Juli 1869 und Bot. Ztg. 1870. p. 39.

[5]) Beiträge zur Kenntniss der Gattung Najas. Berlin 1870.

[6]) Sitzungsberichte d. niederrhein. Ges. f. Nat. u. Heilk. 4. Aug. 1873.

[7]) Ueber Entwicklungsgesch. der Placenten. Inaug. Diss. Bonn 1873.

[8]) Die Coniferen und Gnetaceen. Eine morphol. Studie. Jena 1872.

wie wir sehen werden, bei den Onagraceen, und wohl auch bei manchen andern, die Ovula sicherlich nicht axilen Ursprungs sind, sondern, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, als seitliche Gebilde aus den Placenten sich entwickeln, also bloss, wie CRAMER annimmt, Blattzipfeln äquivalent erscheinen. Mit Bezug auf die Entstehung des Knospenkerns an diesen Zipfeln kann ich aber CRAMER nicht beistimmen, wenn er pag. 127 sagt: „Wie das ganze mit Eikern und Eihülle versehene Ei an der Placenta, so entsteht auch der Eikern, gleichviel ob später mit oder ohne Eihülle am Funiculus, nach Art von Normalknospen und Blattemergenzen, durch Auswachs peripherischer Zellen. Da nun der Funiculus wie das Carpell Blattnatur besitzt, an Blättern aber Normalknospenbildung bis jetzt nicht bekannt ist, so glaube ich aus der Entstehungsweise des Eikerns den Schluss ziehen zu dürfen: der Eikern sei eine blosse Blattemergenz und besitze gleichfalls Blattnatur.“ — Diese Ansicht von der seitlichen Sprossung des Eikerns am Funiculus wird auch von SACHS [1]) vertreten und durch einige Figuren erläutert; doch würde für dieselbe nur das schon etwas ältere, in Fig. 367 B abgebildete Stadium sprechen; dagegen würden die übrigen Fig. 366 u. 367 C, auf die Initialen der Zellstränge zurückgeführt, das Gegentheil beweisen.

Dass diese Ansicht wenigstens nicht allgemein Geltung haben könne, bewiesen MAGNUS [2]) und STRASSBURGER [3]), welche für mehrere Familien darthaten, dass der Eikern keine seitliche Bildung am Ovularhöcker, sondern die äussere Spitze dieses selbst sei; dasselbe habe ich, noch bevor ich diese Angaben kannte, für die Onagraceen auch festgestellt. Der Gang der Entwicklung ist hier folgender. Aus den wulstförmigen Verdickungen, welche aus beiden Seiten der Placenten in der Nähe der Columella durch localisirte Zelltheilungen hervortreten, bilden sich, je nach den verschiedenen Formen, eine grössere oder geringere Zahl von höckerartigen Vorsprüngen, die gewöhnlich da, wo die Columella aufhört, zuerst auftreten. Von diesem Punkte aus entwickeln sie sich successive nach dem Grunde und nach der Spitze des Fruchtknotens zu. Die Zelltheilungen sind ganz analog den schon öfter besprochenen. Auf diese

[1]) Lehrbuch d. Bot. pag. 473.

[2]) l. c. Note 1 auf pag. 30—31.

[3]) l. c. pag. 415 u ff. dann pag. 422.

Weise erhalten wir in den inneren Winkeln der Fächer je zwei Reihen von konischen Zapfen, deren Zahl von 1—20 und noch mehr in jeder Reihe nach den verschiedenen Gattungen wechseln kann. An diesen Höckern, von denen ein sehr jugendliches Stadium in Fig. 19 abgebildet ist, unterscheiden wir deutlich das Dermatogen, ein einschichtiges Periblem und einige unregelmässig polygonale Pleromzellen. Schon sehr frühzeitig erfahren, wie dies aus der Figur ersichtlich wird, die Zellen der äusseren Region des Höckers zahlreichere Theilungen, als jene der inneren, wodurch eine Krümmung des Höckers nach der Placenta zu bewirkt wird. Diese Krümmung, in Fig. 20 nur eben angedeutet, tritt uns in Fig. 21 schon ganz ausgesprochen entgegen. Eine Differenzirung in Funiculus und Eikern ist noch nicht eingetreten. Die Zellen verlaufen in ziemlich regelmässigen Reihen aus der Placenta bis in die Spitze des gekrümmten Höckers, ohne dass eine Discontinuität in diesen Reihen beobachtet werden könnte. Erst durch die Anlage des inneren Integuments wird die Sonderung des Höckers in Funiculus und Eikern bewerkstelligt. In einer Zone nämlich, die etwa in der Höhe der sechsten Dermatogenzelle, von der Spitze des Höckers aus gezählt, zu liegen kommt, sehen wir die Dermatogenzellen besonders stark radial gestreckt und etwas über die Oberfläche des Höckers hervorragen. In ihnen tritt dann entweder zuerst eine radiale und dann in den Tochterzellen tangentiale, oder zuerst eine tangentiale und dann radiale Theilung auf (vergl. Fig. 21). Wir erhalten in Folge dessen aus jeder ursprünglichen Zelle eine Gruppe von vier Zellen, die paarweise übereinanderliegen (Fig. 22. i). In beiden neben einander liegenden Paaren wiederholen sich die Theilungen, entweder parallel, oder etwas gegen die erste tangentiale Wand geneigt, und wir erhalten so einen aus zwei Zelllagen bestehenden Mantel, der, an seinem freien Ende offen, den Eikern umgiebt. Es ist dieser Mantel das innere Integument, an dessen Bildung nur das Dermatogen allein sich betheiligt, wie dies schon Schleiden [1]) als häufig vorkommend erwähnt, obgleich seine Figuren 19 u. a. Taf. III, die als Beleg angeführt werden, mit den Textangaben nicht übereinstimmen. In diesen Figuren ist nämlich zwischen den zwei Dermatogenschichten immer auch noch Parenchym gezeichnet, das als Fortsetzung des Paren-

[1]) Grundzüge der wiss. Bot. pag. 511.

chym's des Ovular-Höckers erscheint. Dieselbe Bildungsweise wird für die Piperaceen von Hanstein und Schmitz (s. o.) und für Aconitum von Strassburger bestätigt. [1]) Magnus gibt zwar ähnliche Zeichnungen von den Samenknospen von Najas [2]), spricht sich aber im Text nicht ausdrücklich darüber aus, ob er das innere Integument als blosse Dermatogenbildung ansieht.

Ein im wesentlichen abweichendes Verhalten hievon bemerken wir bei der Anlage des in basipetaler Richtung auftretenden äusseren Integuments. Einige Zeit nach Anlage des ersten Integuments nämlich sehen wir dicht hinter diesem eine Periblemzone in ähnlicher Weise, wie früher die Dermatogenzellen, radial gestreckt. Dieser Streckung entspricht eine geringe Erhebung auf der Oberfläche des Ovular-Höckers. Dieselbe bildet aber nicht einen vollständig geschlossenen Ring um die Basis des Eikerns, wie dies beim inneren Integument der Fall ist, sondern sie hat eine hufeisenförmige Gestalt. Die Oeffnung dieses hufeisenförmigen Wulstes liegt auf der der Placenta zugewandten Seite des Ovularhöckers. — In den gestreckten Periblemzellen treten dann tangentiale Theilungen auf (Fig. 22 a), die in basipetaler Richtung sich auch in einigen folgenden Periblemzellen wiederholen (Fig. 23 a). Auf diese tangentialen Wände folgen nun in der ersten, hierauf auch in den andern Zonen radiale Theilungen (r), in Folge deren der Wulst immer deutlicher wird. Er ist auf der der Placenta abgewandten Seite des Höckers am dicksten und nimmt allmählig gegen dessen Innenseite zu ab, so dass wir hier an der entsprechenden Stelle anfangs nichts, später nur eine geringe Auftreibung (R. Fig. 23 u. 24) wahrnehmen können, die nun den Ring vollständig macht. Dasselbe ungleichmässige Wachsthum, wenn auch nicht in so ausgesprochener Weise, zeigt auch die Aussen- und Innenpartie des inneren Integuments.

Durch die Vervollständigung des Ringes in Folge der erwähnten Erhebung bei R ist zugleich auch die Andeutung der Raphe gegeben. Dadurch, dass die Aussenseite des Ovularhöckers namentlich in der dem äusseren Integument angehörigen Partie viel kräftiger fortwächst, wird der Eikern mit dem ersten Integument immer mehr in das dritte Viertel einer Kreisdrehung gedrängt; zugleich streckt sich aber auch der zwischen dem inneren Integument und der an-

[1]) l. c. pag. 417.

[2]) l. c. Taf. IV. Fig. 16 u. 17.

gedeuteten Wulstung bei R liegende Theil des Höckers in die Länge, und wir erhalten so jenen Theil, an den die Innenseite des Ovulums sich andrückt, nämlich die Raphe.

Das Gefässbündel, das aus der Placenta kommt, setzt sich durch den Funiculus fort bis an die Insertionsstelle des zweiten Integuments des anatropen Ovulums. Ob es später auch Aeste ins äussere Integument entsendet, habe ich nicht verfolgt.

Mit Gaura biennis, von der die Fig. 19—24 entnommen sind, stimmen in den wesentlichen Puncten alle andern untersuchten Gattungen überein, und nur die äussere Form der Ovula — auf die ich aber hier nicht näher eingehen will — zeigt bei einigen gewisse Verschiedenheiten.

Aus den eben angeführten Beobachtungen geht nun hervor, dass das innere Integument morphologisch nicht den gleichen Werth mit dem äussern haben kann. Auch überzeugen wir uns davon, dass die Integumente nicht, wie Cramer annimmt, das um den Eikern als Neubildung umgeschlagene Ende des Funiculus, sondern peripherische Bildungen sind, die an dem Ovular-Höcker auftreten. Und endlich haben wir uns davon überzeugen können, dass der Eikern keine seitliche Neubildung auf dem Funiculus ist, sondern als die äusserste Spitze dieses nämlichen Höckers erscheint und daher eben so primären Ursprungs ist, wie dieser selbst.

Was nun die morphologische Deutung der Integumente betrifft, so ist dieselbe bei den verschiedenen Autoren eine verschiedene gewesen. Auf alle hierüber ausgesprochenen Ansichten will ich jedoch hier im Einzelnen nicht eingehen, da ich blos das von Al. Braun [1]) und Cramer ausführlich Auseinandergesetzte wiederholen müsste. Nur Einiges will ich erwähnen: Reisseck [2]) hielt die Ovula für Blätter und die Integumente für die seitlichen Lappen eines Blattes, die um den Mittellappen als Eikern sich herumlegen. Gegen die von Engelmann [3]) und Schleiden [4]) ausgesprochene Ansicht, dass die Ovula Knospen seien, macht er die Entstehungsweise der Integumente geltend, indem er nämlich richtig bemerkt, dass an normalen Knospen die Blätter von unten gegen die Spitze, und nicht

[1]) Ueber Polyembryonie u. Keimung von Caelebogyne. 1860.

[2]) Ueber das Wesen der Keimknospe. Linnaea 1843. pag. 657.

[3]) De Antholysi Prodromus. 1832. pag. 61.

[4]) Grundzüge d. wiss. Bot. pag. 487.

von dieser gegen die Basis zu entständen. Hieraus zog er dann den Schluss, dass die Ovula nicht Knospen, sondern immer umgebildete Blätter seien. In neuerer Zeit hat Al. Braun wieder die Knospennatur des Ovulums besonders betont.[1]) Die Entstehungsfolge der Integumente in basipetaler Folge am Ovularhöcker scheint freilich einige Bedenken gegen diese Deutung in ihm wachgerufen zu haben, doch wurden dieselben dadurch beseitigt, dass er annahm, die Regionen, wo die Integumente aufträten, seien schon vorher gebildet, und da könnte man wohl annehmen, dass das innere Integument vor dem äusseren da sei. Die Unhaltbarkeit dieser Ansicht hat Cramer[2]) klar dargethan. — Hanstein und Schmitz[3]) sprachen sich mit Bezug auf die Integumente dahin aus, dass diese nicht nothwendigerweise immer Blättern äquivalent sein müssten, sondern dass sie auch, wie das innere Integument der Piperaceen — den Werth von Trichomen haben könnten.

Dieser letzteren Deutung widersprechen aber sowohl Magnus, als auch Strassburger. Ersterer hält die Integumente für Blätter[4]) und stützt sich dabei hauptsächlich auf die Betrachtung des äusseren Integuments, welches beim anatropen Ovulum seitlich aus dem Ovularhöcker hervorsprosse. Das innere Integument, welches von Schmitz in dem besondern Falle für ein Trichomgebilde angesehen wird, lässt Magnus hiebei ganz ausser Acht, obgleich gerade dieses auch bei Najas, wie aus seinen Zeichnungen hervorgeht, ganz die nämliche Bildung zeigt. Als weiteres Argument für seine Ansicht führt er auch an, dass man dann wohl den grössten Theil des Blattes von Elodea u. e. a. als Trichomgebilde auffassen müsste, was wohl nicht anginge, während man andererseits die Stacheln der Rosen, als Periblembildungen, für etwas von den Haargebilden anderer Pflanzen morphologisch ganz Verschiedenes halten müsste. Dieser Einwand kann jedoch nicht zu Gunsten seiner Ansicht sprechen: denn auch bei Elodea bilden sich ja, wie bekannt, die Blätter aus dem Periblem der Vegetationsspitze, und weil sie später an den Rändern nur aus zwei Zellschichten bestehen, die aus dem Dermatogen der jungen Anlage sich entwickeln, so würde, wenn man

[1]) l. c. pag. 191 u. 192. Note 2.

[2]) Bildungsabweichungen etc. pag. 117—120.

[3]) l. c.

[4]) l. c. pag. 38. Note 2.

auch der andern Ansicht huldigt, es nicht nothwendige Folge sein, dass man nur einen Theil des Blattes als Blatt, den andern als Trichom halten müsste. Und weil andererseits an der Bildung der Stacheln der Rose sich auch das Periblem betheiligt, so liegt hierin kein Grund, das innere Integument, wenn bloss das Dermatogen sich an seiner Bildung betheiligt, nicht für ein Trichomgebilde, sondern für ein Phyllom anzusehen. Dies beweist nur, dass an der Bildung der Stacheln sich auch andere Zellgruppen, als die für gewöhnlich angenommenen, betheiligen können. Es wird dadurch freilich eine scharfe Scheidung der Begriffe Phyllom und Trichom sehr erschwert, aber an den Thatsachen lässt sich einem Namen zu Liebe eben nichts ändern. In allen bekannten Fällen betheiligt sich bei der Anlage der Blattorgane immer das Periblem, die Trichome können Dermatogen und Periblembildungen sein. Wenn nun irgend ein Organ, wie in unserem Falle das innere Integument, bloss aus dem Dermatogen hervorgeht, so ist es doch weit natürlicher, es dem Begriffe Trichom, und nicht jenem von Phyllom, unterzuordnen. Das, was dagegen geltend gemacht wird, sind nur Betrachtungen theoretischer Natur, und wir werden doch in jedem Falle sicherer gehen, wenn wir uns an das Thatsächliche halten und nicht auf theoretische Speculationen unsere Ansichten aufbauen.

Von einem verschiedenen Gesichtspunkt zwar ausgehend, kommt auch Strassburger [1]) zu demselben Resultate, dass nämlich die Integumente in jedem Falle Blätter und nicht Trichome seien. Von der Ansicht ausgehend, dass die Samenknospen der „Metaspermen“ sich phylogenetisch aus jenen der „Archispermen“ ableiten lassen müssten, stellt er den Grundsatz auf, dass, der Analogie wegen, die Samenknospen der ersteren in allen Fällen echte Knospen wären. Demzufolge glaubte er auch darauf besondern Werth legen zu müssen, dass die Integumente der Samenknospen allgemein als Blätter aufzufassen seien, und dass das eine nicht einen von dem des andern abweichenden morphologischen Werth haben könne. Abgesehen davon aber, dass es sein Missliches hat, wenn man die Thatsachen durch Analogien und theoretische Betrachtungen, und nicht diese durch jene corrigiren will, so ist auch aus anderen Gründen dies Verfahren nicht zu rechtfertigen.

---

[1]) l. c. pag. 428. 429.

Die Thatsachen beweisen, dass die Annahme, dass die Samenknospen immer echte Sprosse sein müssten, nicht allgemeine Geltung haben kann. Die Onagraceen bieten uns, wie wir gesehen haben, einen ganz augenscheinlichen Gegenbeweis, da sie die Samenknospen als Blattzipfel uns erscheinen lassen. Wenn aber auch jenes der Fall wäre, so würde dann die Entstehungsweise der Blätter, resp. Integumente, an diesen Sprossen keine Analogien haben, indem, wie schon bemerkt, an normalen Sprossen die Blätter acropetal und nicht basipetal erscheinen. Entweder müsste man dann die ersteren nicht für Sprosse, oder die letzteren nicht für Blätter ansehen. Freilich meint Strassburger dadurch über diesen Punkt hinwegzukommen, dass er annimmt, es werden sich wohl Fälle finden lassen, wo wirklich das äussere Integument vor dem inneren zur Anlage komme. Dies würde aber gerade für den einzelnen Fall anwendbar sein und könnte nicht verallgemeinert werden, und ausserdem kann doch das, was erst noch bewiesen werden soll, nicht selbst als Beweismittel gebraucht werden, so lange es eben noch nicht bewiesen ist. Es ist doch natürlicher sich auf das zu stützen, was schon thatsächlich begründet ist, und daher werden wir auch jedenfalls sicherer gehen, wenn wir ein als Dermatogenbildung uns entgegentretendes Integument als Trichom und nicht als Phyllom ansehn. [1])

---

[1]) Nachdem die vorliegende Arbeit schon lange abgeschlossen war, gelangten zwei neuere Arbeiten mir noch zur Kenntniss. Ich will derselben an dieser Stelle kurz Erwähnung thun. — Die eine befindet sich als vorläufige Mittheilung im 8. Heft der Comptes rendus 1874; sie hat M. A. Chatin zum Verfasser und führt den Titel: „Organogénie comparée de l'androcée dans ses rapports avec les affinités naturelles. (Classe des Oenotherinées)." Wie hieraus schon ersichtlich, hat Chatin bei seinen Untersuchungen einen ganz anderen Zweck, als es der meinige war, im Auge gehabt. Er betont daher die Anlage des äusseren Staubblattkreises vor der des inneren Kreises bei der Fam. der Onagraceen. Auch bezeichnet er richtig die Stellung der Fruchtblätter als oppositipetal, erwähnt aber Nichts über den Ort der ersten Anlage und den Werth des zweiten — inneren — Staubblattkreises. —

Die andere Arbeit rührt von Dr. L. Celakovsky her und beschäftigt sich mit der Frage „Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospe". (Flora 1874 No. 8—16.) Auf Beobachtungen einiger Missbildungen gestützt und aus phylogenetischen Gründen glaubt der Verf. die Samenknospen durchweg und überall für metamorphosirte Blattsprossungen oder Blattfiedern der Carpelle halten zu müssen. Diese Fiedern könnten dem Blattkörper selbst

Schluss.

Die auf entwicklungsgeschichtlichem, sowie auf anatomischem Wege erhaltenen Resultate sind kurz gefasst und der Hauptsache nach folgende:

1) Einige Genera zeigen deutlich eine Anlage, aber keine weitere Entwicklung gewisser Organe. Solche deutliche Hemmungsbildungen sind: das Tragblatt der Blüthe, die beiden vorn und hinten stehenden Kelchblätter und die den entwickelten Blumenblättern opponirten Staubblätter von Circaea; dann der zweite Staubblattkreis von Eucharidium. Nicht mit vollkommener Sicherheit liess sich der Abortus für zwei Blumenblätter bei Circaea, und für das vordere und hintere Staubblatt des ersten Kreises bei Lopezia nachweisen. — Eine Anlage des zweiten Staubblattkreises bei letzterer Pflanze, ebenso jene des vorderen und hintern Staubblattes desselben Kreises bei Circaea, konnte nicht constatirt werden.

2) Der zweite Staubblattkreis der Onagraceen ist kein selbstständiger Phyllomkreis, wie der erste, sondern erscheint als Dependenz und zwar auf der der Axe zugekehrten Seite der Blumenblätter.

3) Die Antherenfächer sind bei Gaura, Eucharidium und Clarkia nicht einfach, sondern jedes derselben besteht aus 3—6 durch Parenchym mehr oder weniger vollständig von einander getrennten, übereinander liegenden Theilfächern.

(sog. blattbürtige Eichen), oder der „Blattsohle" (sog. axenbürtige Eichen) angehören. l. c. pag. 230. —

Aus Gründen, die ich schon bei einer früheren Gelegenheit erwähnte, kann ich auch hier spezieller auf die Ansichten und Auseinandersetzungen des Verf. nicht eingehen, da mich dies zu weit führen würde. Doch scheint es mir, als ob den Vergrünungen eine zu hohe Bedeutung zuerkannt würde, wenn ausschliesslich sie für geeignet gehalten werden, um uns ein allgemein giltiges Gesetz für die Deutung normal entwickelter Organe aufzustellen. Die Vergrünungen sind eben nur unter besondern Umständen auftretende Abweichungen vom normalen Verhalten, und da weiterhin die Zahl der beobachteten Fälle nicht eine besonders grosse ist und wir — was in der Natur der Sache liegt — ihre Entwicklung nicht bis auf die jüngsten Stadien verfolgen können, so glaube ich, dass es unzulässig sein dürfte, aus den Ausnahmen ein Gesetz für das Normale abzuleiten.

4) Die Fruchtblätter treten in Form eines Ringwulstes, nicht als gesonderte Höcker auf. Erst einige Zeit nach der Anlage desselben differenziren sich aus ihm vier Höcker, welche zu den Narbenlappen werden, während der Wulst selbst den Griffel bildet.

5) Die Fruchtknotenwand wird nicht durch die mit ihren Rändern verwachsenden Fruchtblätter, sondern durch die hohlgewordene Axe gebildet.

6) Bei Epilobium erweisen sich die Narbenlappen sowohl durch ihre abweichende Stellung in ausgebildeten Blüthen, als auch durch den Gang ihrer Entwicklung und durch den Gefässbündelverlauf als Commissural-Narben.

7) Am Grunde der hohlen Axe treten vier Neubildungen in Form kleiner Höcker auf. Dieselben repräsentiren die Placenten, die demnach auch als selbstständige, den andern Phyllomkreisen ebenbürtige Organe, und nicht als aus den verwachsenen Fruchtblatträndern hervorgegangen anzusehen sind.

8) Die Ovula haben zwar den Werth von Blattzipfeln, woraus aber nicht gefolgert werden kann, dass sie überall und allgemein als solche zu betrachten seien; — der Eikern jedoch ist nicht eine Neubildung auf diesen Zipfeln, sondern die äussere Spitze dieser selbst, also eben so primär, wie sie.

9) Das zuerst auftretende innere Integument der Samenknospe ist nur Dermatogenbildung, hat also bloss den Werth eines Trichomgebildes; dass äussere, später auftretende Integument hingegen, an dessen Aufbau auch das Periblem theilnimmt, hat morphologisch eine andere Bedeutung und kann allenfalls als ein modificirtes Phyllom angesehen werden. —

Aus diesen angeführten Thatsachen geht nun hervor, dass das bisher als allgemein giltig angenommene Schema für den Blüthenaufbau der phanerogamischen Gewächse nicht mehr das Recht allgemeiner Geltung beanspruchen kann. Die bei den Onagraceen beobachteten Thatsachen berechtigen uns im Gegentheil, zu den bis jetzt allgemein als selbstständig anerkannten Organkreisen noch einen neuen, ihnen ebenbürtigen Kreis von Blastemen hinzuzufügen. Wir haben demnach in das Blüthendiagramm der Onagraceen ausser den Kelch-, Blumen-, normalen Staubblättern und Fruchtblättern auch die Placenten als selbstständige Blasteme einzutragen.

Zugleich bieten uns die Onagraceen eine der schönsten Illu-

strationen für die Sätze: dass nicht nur bei verschiedenen Familien, sondern auch innerhalb einer und derselben Familie, morphologisch gleichwerthige Organe verschiedenen physiologischen Functionen adaptirt werden können — Staubblatt und blumenblattartiges Staminodium bei z. B. Lopezia — und dass andererseits Organe mit derselben physiologischen Function morphologisch verschiedenen Werth haben — erster und zweiter Staubblattkreis. —

Die Pflanze concentrirt gleichsam gegen Ende jeder Vegetationsperiode ihre ganze Thätigkeit in dem einen Punkte, der für die Erhaltung der Art von grösster Bedeutung ist, und mit dem reichlichen Zufluss an Bildungsmaterial und Gestaltungskraft, der hierhin dirigirt wird, sucht sie sich auf das vortheilhafteste für dies Geschäft auszustatten. Es kann uns daher nicht eigenthümlich erscheinen, wenn aus dem neutralen, plastischen Zellgewebe der Vegetationsspitze der Blüthenaxe sich so mannigfach verschiedene Organe herausdifferenziren, die, dasselbe Grundthema variirend, die Leistungsfähigkeit durch die ermöglichte Arbeitstheilung vergrössern und sicherer machen. Dabei kann dem individuellen, durch so vielfache äussere und innere Umstände bedingten, veränderten Bedürfniss entsprechend bald die eine, bald die andere Art der Variation des Grundthema's begünstigt werden. — Die eine Pflanze bedarf, um das nöthige Befruchtungsmaterial zu erhalten, auch ein grösseres Substrat zu dieser Bildung und schafft sich demnach mehrere oder alle Glieder eines Phyllomkreises zu Staubgefässen um, und wenn auch diese nicht hinreichen, werden noch andere Kreise zu Hilfe genommen, indem diese ganz zu Staubblättern werden oder nur zum Theil, oder endlich aus Wucherungen ihres Gewebes neue Staubblattgebilde erzeugen. Einer andern Pflanze genügt ein einziges, dabei aber reichlicher ausgestattetes Staubblatt; die anderen Theile des nämlichen Kreises werden theils nicht weiter ausgebildet, theils zu blumenblattähnlichen Organen umgestaltet, weil sie so der Pflanze bessere Dienste erweisen können — z. B. Lopezia. Ueberhaupt lässt sich eine interessante Wechselbeziehung zwischen Zahl und Ausstattung der Staubblätter einerseits, und der Anzahl der Samenknospen, die in den einzelnen Gattungen angelegt werden, andererseits nicht verkennen. Bei den Gattungen, die eine grosse Anzahl von Samenknospen anlegen, treten auch die Staubblätter in grösserer Anzahl und vollständig entwickelter Form auf — Epilo-

bium, Oenothera. Bei jenen hingegen, die nur wenige Samenknospen anlegen, erscheinen auch die Staubgefässe in geringerer Zahl, oder wenn deren mehr sind, werden die Antheren derselben nicht so vollständig ausgebildet. Es wird dadurch die gerade nöthige Menge des Befruchtungsmaterials erzeugt, zugleich aber auch jeder unnöthige Ueberschuss, der die Pflanze nur erschöpfen könnte, vermieden.

Ganz in ähnlicher Weise verhält es sich mit den andern Organen. Die Fruchtknotenwand kann durch Blattorgane hergestellt werden, aber der hierdurch angestrebte Zweck kann in einem anderen Falle ebensogut durch die eigenthümlich modificirte, hohle Axe erreicht werden.

Bei der einen Gruppe von Pflanzen können die Placenten als selbstständige Gebilde, bei einer andern bloss als Theile des Fruchtblattes, oder auch als Theile der Axe selbst auftreten.

Die Ovula können bald als Aequivalente ganzer Blätter, bald als Blattzipfel, bald als ächte Sprosse aus den Achseln der Fruchtblätter, oder als die umgebildete Axenspitze selbst erscheinen u. s. f.

Ueberall treten uns verschiedenartige Variationen desselben Grundthemas entgegen und ein allgemein giltiges Schema, welches bei der Anlage bestimmter Organe streng eingehalten würde, lässt sich, wie wir sehen, durchaus nicht aufstellen. Die Pflanze sucht eben auf verschiedenen Wegen zu demselben Ziele zu gelangen, und es ist durchaus nicht einzusehen, warum sie, wenn ihr mehrere Wege offen stehen, immer nur einen einzigen, bestimmten einschlagen und immer nur nach einem und demselben Schema arbeiten soll.

Die Grenzen, innerhalb derer in der Natur bestimmte Zwecke erreicht werden sollen, sind zwar bestimmt, aber nicht so eng gesteckt, als wir, zu voreilig verallgemeinernd, anzunehmen uns berechtigt hielten, und innerhalb dieser Grenzen ist auch eine grössere Actionsfreiheit ermöglicht und erlaubt. —

Erklärung der Figuren.

Die Zellzeichnungen wurden bei einer Vergrösserung, wie sie ein Zeiss'sches $\frac{I}{F}$ bietet, ausgeführt.

Die Figuren 1—6, 8, 9, 11 sind von Circaea lutetiana; 7, 10, 12—15 von Epilobium Dodonaei, 16—18 von Oenothera biennis und 19—24 von Gaura biennis entnommen.

Fig. 1. Theil des Vegetationskegels mit der Anlage des Tragblattes t und der Blüthenaxe b. pr Periblem, pl Plerom der Hauptaxe.

Fig. 2. Ein etwas älteres Stadium, wie das vorige. t und b wie in der vorigen Figur. Bei tg tangentiale Theilung im Periblem der Blüthenaxenlage. pl' Pleromzellen des Tragblattes.

Fig. 3. Blüthenaxe mit der Anlage der ersten — seitlichen — zwei Kelchblätter s. pl das Plerom der Blüthenaxe. A der eigentliche Vegetationspunkt der Blüthenaxe, der den tiefsten Punkt zwischen den zwei Kelchblättern einnimmt. tr das rudimentäre Tragblatt der Circaea, als halbmondförmiger Wulst.

Fig. 4. Ein älteres Entwicklungs Stadium der Blüthe derselben Pflanze. s' Anlage des vorderen und hinteren Kelchblattes — s und pl wie in der vorigen Figur.

Fig. 5. Theil eines Blüthenlängsschnittes von Circaea mit den entwickelten Kelchblättern s, mit dem einen rudimentären Kelchblatt s' und der Anlage des Primordiums p. A entspricht dem A der Fig. 3.

Fig. 6. Eine Ansicht der Blüthe von vorne, um die den Primordien entsprechenden Periblemtheilungen zu zeigen.

Fig. 7. Längsschnitt einer Epilobium-Blüthe. s Kelchblatt. p Primordium st'' Anlage der Glieder des zweiten Staubblattkreises. c Carpidien.

Fig. 8 und 9 zeigen zwei verschiedene Entwicklungsstadien der rudimentär bleibenden Staubgefässe des zweiten Kreises von Circaea.

Fig. 10. Von derselben Pflanze wie Fig. 7, aber mit stärker entwickeltem Staubblatt st''. —

Fig. 11. Querschnitt eines Primordiums von Circaea p, mit der Anlage des rudimentär bleibenden Staubblattes st''. —

Fig. 12. Querschnitt nahe am Grunde des Fruchtknotens von Epilobium in sehr jugendlichem Zustande. pl Placenten — l Fruchtknotenfächer. V Vegetationspunkt, später die Columella bildend.

Fig. 13. Längsansicht eines jungen Fruchtknotens, um das Auftreten und die Lage der Placenten pl zu zeigen. 1 obere, 2 rechte und linke, 3 hintere Placenta-Anlage. c Carpidien-Cyclom. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorausgehenden Figuren.

Fig. 14. Ein dem vorigen entsprechendes Stadium. Bei pl die Theilungen im Periblem, als Andeutungen der Placenten-Anlage.

Fig. 15. Ein etwas älteres Stadium mit der Ansicht der Placenten en face. Bei pl die Theilungen im Periblem. Der Schnitt ist in der Richtung ab Fig. 12 geführt.

Fig. 16. Querschnitt durch den oberen Theil des Fruchtknotens. p Gefässbündel, das dem Carpidium und dem Primordium noch gemeinsam ist. s* Kelchblattgefässbündel. st Gefässbündel des äusseren Staubblattes. pl Gefässe, die durch die Placenten zu den Ovulis ov aufsteigen. l Loculamente des Fruchtknotens. Die Columella reicht in diese Höhe nicht mehr hinauf.

Fig. 17. Ein Längsschnitt durch den Fruchtknoten in der Richtung des Pfeiles der vorigen Figur. s Kelchblatt. st normales Staubblatt. s* Gefässbündel des Kelchblattes; davor st* das des Staubblattes st. g Griffel. co Columella. ov Gefässe für die Ovula.

Fig. 18. Längsschnitt durch den Fruchtknoten in der Richtung ab Fig. 16 — p gemeinsamer Stamm des Gefässbündels für Griffel und Primordium. g Ast der zum Griffel führt. pt Primordiumgefässbündel, aus dem sich bei st'' das Gefässbündel für das Staubblatt des zweiten Kreises abzweigt. re Blumenblatt.

Fig. 19. Anlage einer jungen Samenknospe.

Fig. 20. Eine etwas ältere Samenknospe mit angedeuteter Krümmung.

Fig. 21. Anlage des inneren Integuments aus dem Dermatogen i. N Knospenkern. F Funiculus.

Fig. 22. Das innere Integument hat sich weiter entwickelt. Im Periblem bei a die erste Andeutung des äusseren Integuments durch eine tangentiale Theilung.

Fig. 23. R Andeutung des äusseren Integuments auf der der Placenta zugewandten Seite der Samenknospe. Zwischen R und dem inneren Integument bildet sich durch stärkeres Wachsthum in die Länge die Raphe aus.

Fig. 24. Ein älteres Stadium mit der $^3/_4$-Wendung des Knospenkerns. Die ungleiche Entwicklung der Integumente auf der Rück- und Innenseite ist sehr deutlich. Die Bezeichnungen wie in voriger Figur.

IV.

Beitrag zur
Entwicklungsgeschichte des Vorkeimes der Polypodiaceen.

Von

Dr. Rasmus Pedersen
aus Kopenhagen.

Hierzu Taf. VIII.

Die Entwicklung des Vorkeimes der Polypodiaceen beginnt mit der Bildung eines Zellfadens, aus dessen vorderem Ende in einem späteren Entwicklungsstadium eine Zellfläche sich entwickelt. Die älteren Forscher, Nees von Esenbeck [1]), Kaulfuss [2]), Suminski [3]), Merklin [4]) und Wigand [5]) haben die Zellfolge bei diesem Wachsthumsvorgange nicht berücksichtigt. Hofmeister [6]) gebührt das Verdienst, zuerst eine eingehende Darstellung der Zellfolge gegeben zu haben. Er spricht sich darüber folgender Maassen aus: [7])

„Die Sporen der Farnkräuter zeigen durchgängig eine ziemlich dicke, spröde äussere Sporenhaut, welche mit netzartig verlaufenden Leisten oder auch mit Stacheln besetzt ist. In feuchter Wärme sprengt die anschwellende innere Haut der Spore deren äussere spröde

---

[1]) Nees von Esenbeck, Nova acta. XII. Abth. 1. p. 197. tab. XII. 1825.

[2]) Kaulfuss, Wesen der Farnkräuter. 1827.

[3]) Suminski, Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter. 1848.

[4]) Merklin, Beobachtungen am Prothallium der Filices. 1850.

[5]) Wigand, Bot. Zeitg. 1849. Bot. Untersuchungen. 1854.

[6]) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. 1851.

[7]) a. a. O. p. 78 ff.

Schale, meist an der Vereinigungsstelle der drei vorspringenden Leisten der äusseren Sporenhaut, welche den Berührungskanten der Spore mit ihren drei Schwestersporen entsprechen. Eine Ausbuchtung der inneren Sporenhaut tritt aus dem Spalt hervor; einige Chlorophyllbläschen bilden sich in deren Inhaltsflüssigkeit. Bald darauf erscheint der aus dem Spalt hervorragende Theil der primären Sporenzelle von dem innerhalb derselben verbleibenden durch eine Querwand abgeschieden. In der äusseren, aus dem Exosporium hervorgetretenen der neu gebildeten Zellen wiederholt sich die Theilung durch eine Querwand zu vier bis sechs Malen. In einigen Fällen streckt sich dabei die unterste, der Spore nächste Zelle bedeutend in die Länge, Schlauchform annehmend (z. B. bei Asplenium); in anderen, den meisten, findet keine solche Dehnung statt, z. B. Pteris, Gymnogramme. Nach etwa der fünften oder sechsten Theilung der Scheitelzelle des jungen Keimpflänzchens durch Querwände theilt sie sich durch eine Längswand. Ungefähr um dieselbe Zeit entsteht die erste Haarwurzel des Prothallium, eine Ausstülpung der von der äusseren Sporenhaut umschlossenen untersten Zelle desselben, oder der dieser nächsten. Die beiden Scheitelzellen des Prothallium theilen sich wiederholt durch Querwände. In den so entstehenden Zellen zweiten Grades treten Längswände auf, doch nicht in den zuerst gebildeten zwei bis vier Zellenpaaren; auch in den nächsten oft nur in einer der beiden gleich-alten Zellen. Das Prothallium beginnt sich zur Zellenfläche umzuwandeln. Bald theilen sich auch die Scheitelzellen durch etwas von der Längsachse des Prothallium divergirende, auf den Flächen desselben senkrechte Längswände. Das Organ hat jetzt vier Scheitelzellen, die mehrmals durch Wände sich theilen, welche jene von der Längslinie divergirenden unter beiläufig 45° schneiden. Dadurch ist der Grund gelegt zur zweilappigen Gestalt des Prothallium. Die Zellen zweiten Grades der Flügel des Vorderrandes theilen sich oft wiederholt durch den Sehnen des ihnen angehörigen Bogens des Umrisses parallele Wände. Nach einer Reihenfolge solcher Theilungen entstehen in den äusseren Zellen auf den letztentstandenen Querwänden rechtwinkliche Längswände. In beiden neugebildeten Zellen wiederholt sich sodann die Theilung durch Querwände; in den, den Scheiteln der seitlichen Lappen näheren Zellencomplexen wird sie nach 1—3maliger Wiederholung durch den Wiedereintritt der Theilung durch Längswände

unterbrochen. Die beiden Lappen des Prothallium nehmen dadurch an Umfang rasch und bedeutend zu, die Zellen der Ränder sind in abnehmender Progression kleiner als die der Mitte. Die beiden Zellen der Mitte des Vorderrandes des jungen Prothallium, welche den Grund der immer tiefer werdenden Einbuchtung des Vorderrandes einnehmen, theilen sich oft wiederholt wechselnd durch zur Längsachse des Prothallium rechtwinkliche und durch ihr parallele auf den Flächen des Prothallium senkrechte Wände. In ihren Nachbarzellen erfolgen die gleichen Theilungen. Auf späteren Entwicklungsstufen des Vorkeims wird der Wechsel der beiden verschiedenartigen Theilungen unregelmässig und ungleich."

Nach Hofmeister behandelte Kny [1]) diese Frage. „Aus seinen Untersuchungen ergiebt sich als Resultat, dass der morphologische Aufbau des Vorkeims bei den einzelnen Gattungen keineswegs so gleichförmig ist, wie man nach den Darstellungen früherer Beobachter annehmen musste. Ein Beispiel von dem unmittelbaren Uebergang der aus der Spore hervorwachsenden gegliederten Zellreihe in eine Zellfläche mit ausgesprochenem Marginalwachsthum bietet Aneimia hirta. Hier bleibt der Modus des Längenwachsthums vom Auftreten der ersten Längswand am Vorderende unverändert derselbe. Schiefe Wände treten nur gelegentlich und ganz regellos auf. Bei Cibotium Schiedei dagegen wird eine dreiseitige Randzelle des jungen von einem langen Zellfaden entspringenden Vorkeimes zur Scheitelzelle. Zu ihr treten durch eine grössere Zahl von Generationen schiefe, gegen die Hauptachse des Vorkeims abwechselnd nach rechts und links geneigte Wände auf, bis zuletzt durch das Auftreten einer dem Vorderrande parallelen Wand das Längenwachsthum durch eine Scheitelzelle abschliesst und in ein solches durch terminale Randzellen übergeht. Ceratopteris thalictroides verhält sich ähnlich, nur dass die schiefen Theilungen schon in der Scheitelzelle des Vorkeims, so lange er noch gegliedert ist, eintreten und, wie es scheint, stets früher als bei Cibotium wieder beschlossen werden. Asplenium alatum reiht sich näher an Cibotium Schiedei an."

In der Abhandlung über die Entwicklung des Vorkeims von

[1]) Kny: Entwicklungsgesch. des Vorkeims d. Polypodiaceen und Schizaeaceen. Bot. Zt. 1869 pag. 46, aus den Sitzber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde z. Berlin, 17. Novbr. 1868.

Osmunda regalis kommt Kny nochmals auf die Entwicklung des Vorkeims der Polypodiaceen zurück. [1]) Er bemerkt dazu Folgendes:

„Eine der beiden oberen Quadrantenzellen des jungen Osmunda-Vorkeims wird zur Scheitelzelle ersten Grades, die sich durch eine Reihe successiver Theilungen nach abwechselnd zwei Richtungen verjüngt. Die Polypodiaceen bieten zwar ebenfalls Beispiele für ein gesetzmässiges Längenwachsthum durch eine Scheitelzelle, wie ich mich bei Polypodium leiorrhizon, Adiantum prionophyllum, Blechnum brasiliense, Asplenium marinum, A. caudatum, A. alatum, Aspidium melanocaulon, Microlepia trichosticha, Dennstaedtia davallioides, D. tenera, Cibotium Schiedei, Ceratopteris thalictroides und bei einer unbestimmten Species deutlich überzeugte. Doch tritt dasselbe, wo es vorkommt [2]), erst in etwas späteren Entwicklungszuständen auf."

Die Vergleichung der Angaben Hofmeister's und Kny's ergiebt, dass sie keineswegs miteinander übereinstimmen. Hofmeister lässt die Zellfläche des Vorkeims bei allen Farnen auf die gleiche Weise sich entwickeln, Kny dagegen stellt verschiedene Entwicklungstypen für verschiedene Gattungen, respective Gruppen, auf. Nach ihm entwickelt sich die Zellfläche des Vorkeims bei Aneimia (Schizaeaceen) durch Marginalwachsthum; bei Cibotium (Cyatheaceen) entwickelt sie sich anfangs ohne Scheitelzelle, später aber durch eine solche, bei Ceratopteris und anderen Polypodiaceen von vornherein durch eine Scheitelzelle, indem die Scheitelzelle des Zellfadens zur Scheitelzelle der Vorkeimfläche wird; ja bei allen untersuchten Polypodiaceen ist das Wachsthum durch eine Scheitelzelle vorhanden, wenn es auch in etwas späteren Entwicklungszuständen auftritt.

Darf nun ausgesprochen werden, Hofmeister habe seine Darstellung zu sehr generalisirt, auf alle Farne ausgedehnt, so muss es doch überraschen, dass seine Angaben, obwohl auf die Keimung von Sporen der Polypodiaceen sich stützend, nicht mit jenen Kny's für Ceratopteris übereinstimmen. Hofmeister lässt die Scheitelzelle des Zellfadens in zwei Scheitelzellen, diese in vier Scheitelzellen durch Längswände sich theilen. Dieser Vorgang weicht von jenem

[1]) Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Botanik. VIII. p. 1 ff. 1871.

[2]) „Der Vorkeim von Aneimia hirta zeigt von Anfang an Marginalwachsthum."

bei Ceratopteris wesentlich ab, er nähert sich dem von Aneimia.

Eine wiederholte Untersuchung des Entwicklungsvorganges der Vorkeime der Farne schien deshalb nicht ohne Interesse und theile ich im Folgenden die Entwicklung des Vorkeimes von Aspidium Filix mas mit. Selbstverständlich ist bei der Cultur auf Torfstücken wie auf Erde für die Reinheit der Ansaaten gesorgt worden.

Da die Entwicklung des Vorkeimes in die 2 bekannten Stadien, die Bildung einer Zellreihe und später einer Zellfläche zerfällt, ist es natürlich, jedes von diesen Stadien für sich zu beschreiben.

1. Die Entwicklung der Vorkeimzellreihe.

Nach Sprengung des Exospors streckt sich das Endospor und theilt sich danach durch eine Querwand in zwei neue Zellen, von welchen die eine, untere, die erste Gliederzelle oder die Basalzelle, keine Theilung mehr erfährt, die andere, obere, zur Scheitelzelle wird, welche sich wieder durch eine Querwand in eine neue Gliederzelle und eine neue Scheitelzelle theilt. Indem diese Theilung der Scheitelzelle sich mehrmals wiederholt, entsteht eine Zellenreihe, nur allein entstanden durch die successive Quertheilung einer Scheitelzelle; die Gliederzellen der einzelnen Generationen erfahren keine Quertheilung. In so weit sind meine Untersuchungen mit denen von Hofmeister (l. c.) übereinstimmend. — Wenn Hofmeister jedoch meint, dass die Form der Basalzelle bei den verschiedenen Gattungen verschieden ist, so kann man ihm darin kaum beistimmen, denn bei Aspidium Filix mas ist die Basalzelle bald lang, schlauchförmig und bald ganz kurz, so dass die zwei Formen der Basalzelle, welche Hofmeister bei verschiedenen Gattungen angiebt, hier bei der nämlichen Art sich finden. Ob die Basalzelle die eine oder die andere Form annimmt, hängt von rein äusseren Verhältnissen, wohl namentlich solchen ab, welche den Turgor der Zelle beeinflussen. Was den Zeitpunkt des Auftretens der ersten Haarwurzel betrifft, so lässt Hofmeister sie gleichzeitig mit den Anfängen der Zellenfläche entstehen. Schon Wigand [1]) hat

[1]) Wigand: Bot. Untersuch. 1854. pag. 34.

darauf aufmerksam gemacht, dass diese Angabe nicht richtig ist, „indem z. B. bei Woodsia hyperborea und Aspidium Filix mas, wahrscheinlich aber bei den meisten Farnen das erste Wurzelhaar an der bereits aus der Spore herausgetretenen ersten Zelle entspringt.“ Bei meinen Untersuchungen habe ich gefunden, dass der Zeitpunkt für das Hervortreten der ersten Haarwurzel sehr verschieden sein kann; die erste Haarwurzel, welche immer ein laterales Gebilde ist, kann noch vor der Theilung des gestreckten Endospors als seitliche Ausstülpung entstehen, also sehr früh; sie kann aber auch sehr spät hervortreten, ja sie entsteht sogar nicht ein Mal immer aus der Basalzelle, sondern sie kann von einer anderen Gliederzelle entspringen. Der Zeitpunkt des Hervortretens der ersten Haarwurzel, wie die Zahl der Haarwurzeln, welche an dem Zellenfaden entspringen, hängen ohne Zweifel ebenfalls von äusseren, aber noch nicht experimentell festgestellten Verhältnissen ab. — In Bezug auf die Vorkeimzellreihe sind noch ein paar Fragen von Interesse. Können die Gliederzellen sich theilen? Kann die Vorkeimzellreihe sich verzweigen? Schliesst die Vorkeimzellreihe immer mit der Bildung einer Zellfläche an ihrem Vorderende ab?

Wie schon angegeben, theilen die Gliederzellen sich nicht durch Querwände; hieraus aber zu schliessen, dass sie überhaupt nicht theilungsfähig sind, wäre sehr voreilig. Ab und zu sieht man, dass eine Gliederzelle durch eine eine keilförmige Zelle abschneidende schräge Wand sich getheilt hat (Taf. VIII. Fig. 15). Nicht selten theilt die letzte Gliederzelle der Vorkeimzellreihe sich durch eine Längswand in zwei neben einander liegende Zellen (Taf. VIII. Fig. 31); ja bisweilen theilen die 2 oder 3 letzten Gliederzellen sich durch Längswände, so dass die Vorkeimzellreihe zu einer zweireihigen Zellfläche sich gestaltet (Taf. VIII. Fig. 32). Noch auf eine dritte Weise können die Gliederzellen sich theilen, durch Ausbuchtung, wodurch schliesslich ein chlorophyllhaltiger Zellenzweig gebildet wird. Die Seitenwand der Gliederzelle buchtet in diesem Falle sich entweder in ihrer ganzen Länge (Tafel VIII. Fig. 23 u. 24) oder bloss in dem vorderen Theile, gleich hinter der vorderen Querwand (Taf. VIII. Fig. 22 u. 23) aus. Die Ausbuchtung trennt sich durch eine Wand von der Mutterzelle, und die dadurch gebildete neue Zelle wird zur sich durch successive Querwände theilenden Scheitelzelle

eines Zweiges der Vorkeimzellreihe. Die Verzweigung der Vorkeimzellreihe geht gewöhnlich von mehreren Gliederzellen aus, so dass die aus der Spore sich entwickelnde Zellenreihe, als Spross erster Ordnung, mehrere Zweige, Sprosse zweiter Ordnung, tragen kann. Die Sprosse zweiter Ordnung sind alle nach derselben Seite gerichtet, so dass die Verzweigung der Vorkeimzellenreihe eine einseitige ist (Taf. VIII. Fig. 23 u. 24). Die Zweige der Vorkeimzellreihe können sich bisweilen auch verzweigen, wodurch Zellfaden dritter Ordnung gebildet werden (Taf. VIII. Fig. 28).

Die Zweige der Vorkeimzellreihe entspringen nicht immer von den Gliederzellen, sie können auch von der Scheitelzelle ihren Ursprung nehmen. Das Längenwachsthum der Vorkeimzellreihe schliesst dann mit der Bildung zweier Zwillingszweige der Scheitelzelle ab, wodurch eine dichotome Verzweigung der Vorkeimzellreihe entsteht (Taf. VIII. Fig. 21, 25, 26).

Bis jetzt wurde die Verzweigung der Vorkeimzellreihe als eine Eigenthümlichkeit der Hymenophyllaceen betrachtet, welche bei anderen Farngruppen fehlt. Wie ich nun gezeigt habe, kann dasselbe, wenn auch nicht immer, bei Aspidium Filix mas stattfinden. [1])

Was die letzte der obengestellten Fragen, ob die Vorkeimzellreihe immer mit einer Zellenfläche abschliesst, angeht, so liegt die Antwort theilweise schon in dem Vorhergehenden. Bei der dichotomen Verzweigung der Vorkeimzellreihe ist es selbstver-

[1]) Die dichotomischen Vorkeimzellreihen haben eine auffallende habituelle Aehnlichkeit mit den von Mettenius (Abhandl. d. Sächsischen Gesellschaft d. Wissenschaften, VII. Bd. über die Hymenophyllaceen. 1864) beschriebenen und abgebildeten jungen Hymenophyllaceenvorkeimen von dreistrahliger Sternform (vergleiche z. B. die Fig. 12 bei Mettenius mit meiner Fig. 21). Die drei Zellenstrahlen bei den Hymenophyllaceenvorkeimen sind nicht als Sprosse derselben Ordnung aufzufassen; der eine Strahl ist ein Spross erster und die zwei anderen sind Zwillingssprosse zweiter Ordnung, so dass man eigentlich auch hier eine Dichotomie hat. Dass es so ist, schliesse ich aus den Fig. 16 u. 12 bei Mettenius und aus seiner Angabe über die Genese dieser Strahlen, indem er von den drei Zellen, in welche die Spore sich theilt, sagt (l. c. pag. 489): „Diese drei Zellen dürften indess nicht das Produkt einer simultanen Theilung der Sporenzelle sein, sondern viel mehr einer successiven Theilung derselben ihren Ursprung verdanken und die seltenen Fälle (Tab. IV. 16), in welchen zunächst eine dieser drei Zellen gebildet war, ein normales Uebergangsstadium zwischen ungetheilten Sporen und solchen, in welchen die Bildung dieser drei Zellen vollendet ist, darstellen."

ständlich, dass erst aus den Zweigen eine Zellfläche entsteht; aber auch bei der von den Gliederzellen ausgehenden Verzweigung der Vorkeimzellreihe sind es gewöhnlich erst die Zweige, welche mit einer Zellfläche abschliessen. Ein Mal habe ich eine Vorkeimzellreihe getroffen, welche mit einem terminalen Haar, ganz von derselben Form abschloss, wie sie an den Randzellen der Vorkeimfläche vorkommen (Taf. VIII. Fig. 30). Ein Analogon hierzu hat man bei den Hymenophyllaceenvorkeimen, wo die Zweige der Vorkeimzellreihen nach Mettenius (l. c.) mit einer haarähnlichen Bildung abgeschlossen werden können. Die Zweige der Vorkeimzellreihe schliessen ferner nicht immer mit Bildung einer Zellfläche ab, sondern sie können auch mit einem terminalen Antheridium enden. Wenn aber die Vorkeimzellreihe sich nicht verzweigt, bildet sie fast immer eine Zellfläche an der Spitze.

2. Die Entwicklung der Vorkeimzellfläche.

Die Entwicklung der an dem Ende der Vorkeimzellreihe sich bildenden Zellfläche geschieht entweder mittelst einer Scheitelzelle oder ohne diese, wobei es gleichgültig ist, ob sich die Zellfläche aus dem Hauptspross oder aus Nebensprossen, den Verzweigungen des Vorkeimes, bildet.

Entwickelt sich die Vorkeimzellfläche durch eine Scheitelzelle, so ändert die Scheitelzelle der Vorkeimzellreihe ihren Theilungsmodus: sie theilt sich nicht durch eine Querwand. Die Stellung der neu entstehenden Wand (bb in den Figuren) ist entweder ganz schräg, so dass bloss die gekrümmte Wand der Scheitelzelle geschnitten wird (Taf. VIII. Fig. 2, 3, 4, 6, 8, 9) oder mehr median, so dass die letzte Querwand (aa in den Figuren) auch geschnitten wird (Taf. VIII. Fig. 1, 7, 10, 11, 12, 13, 31, 32); bisweilen ist sie vollständig median (Taf. VIII. Fig. 5, 33). Die Scheitelzelle wird durch diese Wand in eine Segmentzelle und eine neue Scheitelzelle getheilt, welche durch eine die vorige schneidende Wand (cc) sich wieder in eine Segmentzelle und eine neue Scheitelzelle theilt. Die Scheitelzelle theilt sich durch abwechselnd nach rechts und links neigende Wände. Nach einiger Zeit wird die Spitze der keilförmigen Scheitelzelle durch eine Querwand ab-

geschnitten und die neue Scheitelzelle theilt sich durch eine Längswand (Taf. VIII. Fig. 27). Das weitere Längenwachsthum geschieht nun durch „gleichwerthige terminale Randzellen“ [1]) (Kny).

Die Segmentzellen theilen sich erst durch eine Querwand (eine tangentiale Wand) in eine Randzelle und eine Flächenzelle, und diese Zellen theilen sich weiter theils durch Querwände, theils durch Längswände; selten kommen schräge Wände vor.

Was den Zeitpunkt der Zellentheilungen betrifft, so habe ich bloss feststellen können, dass die Theilung der Segmentzelle in eine Randzelle und eine Flächenzelle in der Regel ohngefähr gleichzeitig mit der neuen Theilung der Scheitelzelle stattfindet; denn am häufigsten trifft man die jüngste Segmentzelle ungetheilt und die nächst jüngste Segmentzelle getheilt (Taf. VIII. Fig. 6, 7, 8). Selten ist die jüngste Segmentzelle getheilt (Taf. VIII. Fig. 5); in diesem Falle hat die Segmentzelle sich also getheilt, ehe die neue Theilung der Scheitelzelle eintrat. Noch seltner trifft man mehr als eine Segmentzelle ungetheilt; (Taf. VIII. Fig. 10); die Theilung der Segmentzellen, wenn sie überhaupt eintritt, findet in diesem Falle daher spät statt.

Der eben beschriebene Entwicklungsgang, bei dem die Zellfläche ganz und gar durch eine zweischneidige Scheitelzelle sich entwickelt, stimmt mit Kny's Ceratopteristypus überein. Es kommen aber nicht selten ein paar Modificationen vor, welche, entweder eine jede für sich, oder beide miteinander kombinirt auftreten.

Die eine besteht darin, dass eine der letzten oder die letzten Gliederzellen der Vorkeimzellreihe durch Längswände sich theilen und an der Bildung der Zellfläche theilnehmen, wie ich schon früher bemerkt habe.

Die andere Modification besteht darin, dass die zweischneidige Scheitelzelle durch eine schräge Wand sich theilt, welche nicht die früher entstandene Wand schneidet, sondern mit ihr parallel steht (Taf. VIII. Fig. 11 a, ee, dd). Die zwei jüngsten Segmentzellen, welche sonst jede auf ihrer entsprechenden Seite der Medianlinie liegen, liegen

[1]) Ich gebrauche hier diesen Ausdruck als einen rein terminologischen. Ob wirklich, nachdem die Spitze der zweischneidigen Scheitelzelle abgeschnitten ist, das weitere Längenwachsthum ohne Scheitelzelle vor sich geht, oder ob eine viereckige Scheitelzelle, welche ihre Segmentzellen neben sich, rechts und links, bildet, vorhanden ist, habe ich nicht genau verfolgen können, da äussere Umstände hindernd in den Weg traten.

dann über einander, beide auf derselben Seite der Medianlinie. Die Theilung der Scheitelzelle, welche sonst eine sympodiale ist, wird einseitig monopodial. Diese Theilungsweise kann sich mehrere Male nach einander wiederholen. Durch diese Abweichung in der Entwicklung wird die Vorkeimzellfläche asymmetrisch. Eine solche Theilungsart einer zweischneidigen Scheitelzelle ist mir bis jetzt anderswo nicht bekannt; sie ist hier aber unzweifelhaft.

Berücksichtigt man diese Abweichungen, so lässt sich ein Theil der Entwicklungsformen, welche beim ersten Anblick nicht durch eine zweischneidige Scheitelzelle entstanden zu sein scheinen, auf die Entwicklung durch eine Scheitelzelle zurückführen. Solche Formen theile ich mit in Taf. VIII. Fig. 12, 13, 14, 15. Verschiedene Deutungen sind übrigens hier möglich. In den schematischen Figuren habe ich verschiedene Manieren, auf welche die Entwicklung vor sich gegangen sein könnte, angedeutet, ohne dass es sich mit Sicherheit sagen lässt, welche wirklich stattgefunden hat.

In sehr vielen Fällen dagegen ist es überhaupt nicht möglich, die Entwicklung der Vorkeimzellfläche auf eine Scheitelzelle zurückzuführen. Solche Formen sind abgebildet in den Fig. 16, 17, 18, 19, 20. Wie die Zellfläche sich hier entwickelt hat, lässt sich kaum sagen; durch eine Scheitelzelle ist die Entwicklung jedenfalls nicht vor sich gegangen. Die Formen sind so verschieden, dass nicht einmal von einem für alle gemeinsamen Entwicklungsgang die Rede sein kann. Eben so wenig lässt sich sagen, ob bei einer oder der anderen dieser Formen in einem späteren Entwicklungsstadium vielleicht eine der Randzellen sich zur Scheitelzelle emporarbeiten könnte. Da Kny (l. c.) keine Abbildungen von der Entwicklung der von ihm beobachteten Schizaeaceen- und Cyatheaceenvorkeime giebt und seine Beschreibung sehr kurz ist, so lässt sich auch nicht mit Sicherheit sagen, ob die eine oder andere der hier abgebildeten Formen vielleicht mit dem Typus von Aneimia oder Cibotium übereinstimmt.

Dass der Vorkeim der nämlichen Art bald durch eine Scheitelzelle, bald ohne Scheitelzelle sich entwickeln kann, ist indess nicht ohne weitere Beispiele. Luerssen [1]) hat gezeigt, dass bei den Osmundaceenvorkeimen dasselbe stattfindet. Gewöhnlich wird eine

[1]) Luerssen: Zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen. Schenk und Luerssen, Mittheil. a. d. Botan. I. pag. 460; tab. XXIII. XXIV.

Entwicklung durch eine Scheitelzelle als qualitativ verschieden von einer Entwicklung ohne Scheitelzelle betrachtet; da aber beide Entwicklungsarten bei der nämlichen Art vorkommen, so dürfte der Unterschied doch kein so sehr wesentlicher sein.

Von dem Rande der Vorkeimzellfläche können ferner einer oder mehrere Zellfaden entspringen (Taf. VIII. Fig. 17, 19, 35). Ein solcher Zellfaden entsteht dadurch, dass eine der Randzellen zu einer durch Querwände sich theilenden Scheitelzelle wird. Das Längenwachsthum eines solchen Zellfadens geschieht auf dieselbe Weise, wie das Längenwachsthum der aus der Spore sich entwickelnden Vorkeimzellreihe, und wie diese kann dieser Spross der Zellfläche sich ein oder mehrere Male durch Dichotomie theilen, und sowohl der Hauptspross, als die Zweige, können mit einem Antheridium oder wieder mit einer Zellfläche abschliessen (Taf. VIII. Fig. 35). Bei den Osmundaceenvorkeimen beobachtete Luerssen (l. c. pag. 469) diese Faden ebenfalls, so wie dass sie mit einem Antheridium abschliessen können. Vergl. seine Tab. XXIV Fig. 37 und 38 mit meiner Fig. 17. Ebenso hat Hofmeister (l. c. Tab. XVII Fig. 35) eine Abbildung eines Gymnogramme-Vorkeims gegeben, aus dessen Vorkeimzellfläche ein kurzer Faden entspringt und mit einer Zellfläche abschliesst. Dass der Vorkeim aus dem flächenförmigen Stadium zu dem fadenförmigen Stadium zurückkehren kann, hat gegenüber den gewöhnlichen Adventivsprossungen der Vorkeime Interesse dadurch, dass dieses Verhältniss bis jetzt als etwas bloss den Hymenophyllaceen Zugehöriges betrachtet wird. Nach Mettenius l. c. pag. 498 weichen die Hymenophyllaceenvorkeime namentlich durch dieses Verhältniss und durch die Verzweigung der Vorkeimzellreihe von den übrigen Farnen ab und nähern sich den Laubmoosen, besonders den Sphagnaceen. Das Vorkommen dieser zwei Punkte auch bei den Polypodiaceen knüpft die Hymenophyllaceen den anderen Farnen näher an.

Nach der von Kny [1]) gegebenen Darstellung weichen die Osmundaceenvorkeime in ihrer Entwicklung von den Polypodiaceenvorkeimen bedeutend ab. Er sagt l. c. pag. 12: „Bei den Polypodiaceen und Schizaeaceen hebt die Entwicklung des Vorkeimes mit Bildung einer einfachen Zellreihe an, die, bei manchen Arten früher,

[1]) Kny: Beitr. z. Entwg. d. Farnkräuter. Prh. Jhb. VIII.

bei anderen später, am Vorderende allmählig in eine einfache Zellfläche übergeht. Bei Osmunda dagegen führen schon die allerersten Theilungen zur Anlegung einer Zellfläche.“ Aus dieser Darstellung könnte man schliessen, dass die Entwicklung der Vorkeime der Osmundaceen nicht mit einer Zellreihe anfange. Dies ist indess nicht der Fall; auch bei den Osmundaceen wird bei der Keimung der Spore eine Zellreihe gebildet. Morphologisch ist das erste Wurzelhaar des Osmundaceenvorkeims homolog mit der Basalzelle des Polypodiaceenvorkeims, ist die erste Gliederzelle der Vorkeimzellreihe; daher kann es auch nach Kny's Abbildungen, freilich contra seinen Text, und nach Luerssen's Angabe chlorophyllhaltig sein (l. c. pag. 465). Ohne das Wurzelhaar bebesteht die Vorkeimzellreihe noch aus zwei anderen Zellen (nach Kny's Beschreibung l. c. pag. 4 und Abbildungen l. c. Tab. I fig. 4), ja oft steigt die Zellenzahl bis 3 oder 4 (nach Luerssen l. c. pag. 466 u. Tab. XXIV fig. 6 a). Die Vorkeimzellreihe der Osmundaceen kann also oft im Ganzen aus 5 Zellen bestehen. — Auch die Bildung der Vorkeimzellenfläche ist bei den Osmundaceen nicht so abweichend, wie es nach der Darstellung Kny's (l. c. pag. 5) scheint; das Abweichende besteht mehr in den Ausdrücken, als in dem Vorgange. Die vier Quadrantenzellen, von welchen Kny spricht, und von welchen die eine der beiden oberen zur Scheitelzelle der Vorkeimzellfläche wird, während die anderen Quadrantenzellen doch auch an der Flächenbildung des Vorkeims theilnehmen, lassen sich wohl auch anders auffassen. Man kann eben so gut den Sachverhalt auf die Weise ausdrücken, dass man sagt, dass die Scheitelzelle der Vorkeimzellreihe sich durch eine mediane Wand in eine Segmentzelle und eine Scheitelzelle theilt, und dass nebenbei auch die letzte Gliederzelle sich durch eine Längswand theilt und mit an dem Aufbau der Zellfläche theilnimmt. Die zwei hier charakteristischen Verhältnisse: Theilung der Scheitelzelle des Vorkeimfadens und Theilnahme der letzten Gliederzelle an der Bildung der Zellfläche, kommen ja auch, wie ich hier gezeigt habe, bei den Polypodiaceen vor, so dass die isolirte Stellung der Osmundaceen auch in diesen Beziehungen wegfällt. Zudem hat Luerssen l. c. gezeigt, dass die Entwicklung des Osmundaceenvorkeims keineswegs immer nach diesem Schema geht.

Erklärung der Abbildungen.

Die schematischen Figuren geben die Zellentheilungsfolge an. In allen Figuren bedeutet bb die erste nicht quere Wand, durch welche die Scheitelzelle der Vorkeimzellreihe getheilt und die Bildung der Vorkeimfläche eingeleitet wird, die erste Hauptwand. cc ist die auf bb folgende schiefe Wand, die zweite Hauptwand. dd ist die auf cc folgende schiefe Wand, die dritte Hauptwand, u. s. w. aa und a'a' sind Querwände der Vorkeimzellreihe.

Fig. 1—10. Junge Vorkeime, bei welchen die Vorkeimzellfläche durch eine sich regelmässig theilende zweischneidige Scheitelzelle sich entwickelt.

Fig. 11. Junge Vorkeimzellfläche mit zweischneidiger Scheitelzelle; unregelmässige Theilung der Scheitelzelle, indem die letzte Theilungswand ee parallel ist der nächstletzten dd.

Fig. 12. Vorkeimzellfläche mit zweischneidiger Scheitelzelle. Die Zellentheilungsfolge auf zwei verschiedene Weisen denkbar, entweder wie in Fig. 12 a, oder wie in Fig. 12 b angegeben.

Fig. 12 a: a'a' die letzte Querwand der Vorkeimzellreihe, bb die erste Wand der Vorkeimzellfläche.

12 b: aa letzte und a'a' nächstletzte Querwand der Vorkeimzellreihe, aaa'a' die letzte Gliederzelle. bb erste und cc zweite Hauptwand der Scheitelzelle der Vorkeimfläche.

Fig. 13. Vorkeimzellfläche mit zweischneidiger Scheitelzelle; verschiedene Entwicklungsvorgänge denkbar, welche in Fig. 13 a, 13 b und 13 c dargestellt sind. In Fig. 13 a ist die erste Hauptwand bb median, und die drei folgenden Hauptwände cc, dd, ee mit einander parallel: a'a' letzte Querwand der Vorkeimzellreihe. In Fig. 13 b ist aaa'a' die letzte Gliederzelle der Vorkeimzellreihe; bb erste Hauptwand; dritte Hauptwand dd parallel zweiter Hauptwand cc; bcca zweite Segmentzelle, deren erste Theilungswand hier eine Längswand ist. In Fig. 13 c ist aaa'a' die letzte Gliederzelle; die Hauptwände bb, cc, dd folgen regelmässig nach einander; die zweite Segmentzelle bcba hat sich zuerst durch eine Längswand getheilt. Da die erste Theilung einer Segmentzelle soweit immer eine Querwand ist, so sind die Theilungsvorgänge 13 b und 13 c nicht so wahrscheinlich, wie 13 a.

Fig. 14. Vorkeimzellfläche, bei der verschiedene Entwicklungsvorgänge denkbar sind, wie Fig. 14 a, 14 b und 14 c zeigen.

Fig. 15. Vorkeimzellfläche mit zweischneidiger Scheitelzelle; verschiedene Entwicklungsvorgänge denkbar. Vgl. Fig. 15 a - d.

In Fig. 15 a ist a'a' die letzte Querwand der Vorkeimzellreihe, bb erste Hauptwand, median gestellt.

In Fig. 15 b ist a'a' letzte Querwand, bb erste Hauptwand, schräg gestellt.

In Fig. 15 c ist aaa'a' die letzte Gliederzelle, bb die erste Hauptwand, median gestellt.

In Fig. 15 d ist aaa'a' letzte Querwand, bb erste Hauptwand, schräg gestellt.

Fig. 16—20. Vorkeimzellflächen, welche sich ohne Scheitelzelle entwickelt haben; in Fig. 16, 17 und 19 sieht man einen Zellfaden von dem Rand der Zellfläche entspringen.

Fig. 21—26. Verzweigung der Vorkeimzellreihe.

Fig. 27. Vorkeimzellfläche; die Spitze der zweischneidigen Scheitelzelle ist durch eine Querwand abgeschnitten und die neue Scheitelzelle ist durch eine mediane Wand getheilt.

Fig. 28. Mehrfache Verzweigung der Vorkeimzellreihe; einer der Zweige hat angefangen eine Zellenfläche zu bilden.

Fig. 29. Verzweigung der Vorkeimzellreihe; die Scheitelzelle des einen Zweiges ist durch eine mediane Wand getheilt.

Fig. 30. Die Vorkeimzellreihe schliesst mit einem Trichom ab; Längstheilung einer Gliederzelle.

Fig. 31. Die Spitze einer Vorkeimzellreihe, bei der die letzte Gliederzelle sich durch eine Längswand getheilt hat, und die Scheitelzelle die erste Hauptwand gebildet.

Fig. 32. Vorkeimzellreihe, deren zwei letzte Gliederzellen sich durch Längswände getheilt haben.

Fig. 33. Ende eines Vorkeimfaden, an welchem die Scheitelzelle sich durch eine mediane Längswand getheilt hat.

Fig. 34. Ein von dem Rand einer Vorkeimzellfläche entspringender Zellenfaden, der sich gegabelt hat; einer der Gabelzweige bildet eine Zellfläche an seiner Spitze; die erste und zweite Hauptwand ist gebildet.

Fig. 35. Ein Vorkeim, bei welchem von dem Rand der Zellfläche zwei Zellenfaden entspringen; der eine Faden schliesst mit einem Antheridium, der andere mit einer Zellfläche ab; an sind Antheridien.

V.

Beiträge zur

Entwickelungsgeschichte der Compositenblüthe.

Von

F. H. Haenlein.

Hierzu Tafel IX und X.

Eine neue Untersuchung über die Blüthenentwickelung der Compositen mag um so auffallender erscheinen, als die darauf bezügliche Litteratur eine Reihe ganz trefflicher Untersuchungen aufzuweisen hat. [1])

Am ausführlichsten behandelt diesen Gegenstand die citirte Abhandlung von Koehne aus dem Jahre 1869. Indess hat sich

---

[1]) Barnéoud, Organogénie des corrolles irrégulières. Ann. des Sc. nat. t. VI. et VIII. 3. série.

Duchartre, Observations sur quelques parties de la fleur dans le Dipsacus silvester et dans le Helianthus annuus. Ann. des Sc. nat. t. XVI. 2. série.

Payer, Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.

Cramer, Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies. Zürich 1864.

Buchenau, Ueber die Blüthenentwickelung einiger Dipsaceen, Valerianeen u. Compositen. Verhandl. der Senkenberg. Gesellsch. 1854. p. 106.

Koehne, Ueber Blüthenentwickelung bei den Compositen. Dissert. Berlin 1869.

Buchenau, Ueber Blüthenentwickelung bei den Compositen. Botanische Zeitung 1872, p. 305.

Krüger, Bot. Zeitg. 1856 u. 1860.

Koehne, ebenso wie seine Vorgänger auf diesem Gebiet, damit begnügt, die Entwicklung der Compositenblüthe in ihren einzelnen Theilen der äusseren Form nach festzustellen, ohne näher auf die Zellfolge einzugehen, namentlich ohne zu untersuchen, ob ein oder das andere Organ dem Dermatogen oder Periblem seinen Ursprung verdankt.

Ich habe mir daher in dieser Arbeit die Aufgabe gestellt, einen kleinen Beitrag zur Ausfüllung dieser Lücke zu liefern.

Da übrigens auch eine Anzahl anderer Fragen, so besonders die über die Natur des unterständigen Fruchtknotens, über die Stellung, Entwicklung und Bedeutung der Samenknospe und ihrer Theile, des Griffels, des Discus und des Pappus, ferner über die Entwicklung der Blüthen der Gruppe der Labiatifloren, ferner der vielköpfigen Blüthenstände von Echinops und Broteroa noch nicht endgiltig abgeschlossen ist, so dürften einige neuere Beobachtungen in dieser Beziehung wohl nicht überflüssig sein.

Ehe ich jedoch zur Darlegung meiner eigenen Untersuchungen übergehe, wird es zweckmässig sein, die Entwicklung der Compositenblüthe, wie sie von früheren Beobachtern und hauptsächlich von Koehne gegeben wird, kurz zu recapituliren.

Nach Koehne erheben sich auf dem ursprünglich glatten Blüthenboden zuerst am Rande und von diesem aus nach der Mitte zu fortschreitend halbkuglige Zellhöcker, welche später zu den einzelnen Blüthen werden. Der einzelne Höcker entwickelt sich dann in der Weise weiter, dass sich der Rand desselben wallartig erhebt, der Gipfel infolge dessen zuerst sich abplattet und dann vertieft. Aus dem so entstandenen ringförmigen Rande der jungen Blüthe erheben sich dann fünf Höcker, welche die späteren fünf freien Corollenzipfel in ihrem jüngsten Zustande darstellen. Die gemeinsame ringförmige Basis vergrössert sich durch intercalares Wachsthum zu einem langen Cylinder und wird so zur Kronenröhre. Die Ausbildung derselben geschieht aber nicht continuirlich, sondern in zwei Abschnitten, welche sich so markiren, dass zuerst nur jener Theil seine Vollendung erlangt, welcher später oberhalb der ringförmigen Zone liegt, aus der die Staubgefässe entspringen, und dass dann viel später, wenn die Blüthe sich zu entfalten beginnt, der den Staubblättern und der Kronenröhre gemeinsame Theil durch neuerdings auftretende Theilungen und Streckungen der Zellen seine Ausbildung erhält.

Die Staubblätter entstehen alternirend mit den fünf Kronenzipfeln als kleine Zellhöcker auf der Innenseite der becherförmigen Vertiefung, welche die ringförmige Basis der Kronenröhre zwischen sich lässt, und zwar bilden sich diese fünf Höcker zu den Antheren aus; erst dann, wenn auch die übrigen, später entstehenden Blüthentheile angelegt sind, tritt die Differenzirung zwischen Anthere und Filament ein.

Der Griffel erscheint kurze Zeit nach der Anlage der Staubblätter nahe über dem Grunde der Vertiefung zuerst in Form eines Ringwulstes, aus welchem aber bald zwei andre, hinten und vorn einander gegenüberstehende, halbringförmige Wülste hervorsprossen. Diese wachsen dann in Gestalt von spitzen Kegeln, welche später zu den Narben werden, schief gegen einander und nach oben, legen sich dicht zusammen und stellen so die beiden Narbenschenkel im jugendlichen Zustande dar. Inzwischen tritt aber auch in der ringförmigen Basis, aus welcher beide Griffelschenkel entsprungen sind, ein Wachsthum ein, dessen Resultat der untere, röhrenförmige, ungespaltene Theil des Griffels ist. Zu gleicher Zeit entwickeln sich an den Berührungsflächen beider Schenkel die Narben und an der Aussenseite derselben die Haare, deren Function die Beförderung des Pollens aus den Antheren ist. Bei der Entfaltung der Blüthen tritt, ähnlich wie bei der Blumenkrone und den Filamenten, eine Streckung des ganzen Griffels ein, die aber so bedeutend ist, dass beide Schenkel weit über die zu einer Röhre verklebten Staubbeutel und die Blumenkrone hervorragen.

Der Discus zeigt sich in seiner Vollendung meist als ein wallförmiges Gebilde zwischen der Basis der Staubblätter und dem Griffel, den letzteren rings umgebend. Er entsteht ziemlich spät, nachdem die Anlage der Samenknospe schon deutlich sichtbar ist. In Bezug auf den Ort der Entstehung des Discus neigt sich Koehne [1]) der Ansicht zu, dass er weiter nichts sei, als eine Anschwellung der Griffelbasis. Dies wird auch, wie weiter unten gezeigt werden soll, durch meine Beobachtungen bestätigt. Im Gegensatze damit steht die Angabe von Buchenau [2]), dass er sich aus dem zwischen Griffel und Staubblattkreis liegenden Theil der Blüthenaxe entwickle.

Die Samenknospe entsteht, nachdem sich die Fruchtknoten-

[1]) Koehne, l. c. p. 63.

[2]) Buchenau in Verhandl. d. Senkenb. Gesellschaft, p. 118.

höhle noch etwas vertieft und ihr Grund erweitert hat, auf diesem als halbkugliger Höcker, aber nicht central, sondern seitlich, dem vorderen Griffelblatt mehr genähert. Während dieser Höcker weiter wächst, krümmt er sich an seiner Spitze nach dem anderen Carpell zu, und wenn diese Krümmung einen gewissen Grad der Ausbildung erreicht hat, erhebt sich etwas hinter der Spitze, die den späteren Knospenkern darstellt, von dem convexen Rücken ausgehend und nach beiden Seiten allmählich fortschreitend ein Wulst, der sich zu dem einzigen Integument ausbildet. Koehne vergleicht die Form der ganzen Samenknospe in diesem Stadium mit einem Vogelkopf. Der zu dieser Zeit ungefähr horizontal abstehende Nucleus wird dann durch das rasch weiter wachsende Integument immer mehr abwärts gedrückt und legt sich endlich dicht an den Funiculus an, während er auf den drei übrigen Seiten von dem dicken Integument umgeben wird.

Der Pappus kommt zuerst immer als deutlich sichtbarer ringförmiger Wulst oder in Gestalt einzelner Zellhöcker etwas unterhalb der Blumenkrone zum Vorschein und entwickelt sich dann zu allen den mannigfaltigen Formen, die als Haare, Borsten, Schuppen u. s. w. später die Früchte der Compositen krönen. Die Zeit der Anlage des Pappus ist nicht constant. Soviel ist aber nach allen bisherigen Beobachtungen sicher, dass er niemals vor der Corolle, sondern stets später entsteht.

Eigene Beobachtungen.[1])

1. Entwicklung des Blüthenköpfchens im Allgemeinen.

Das ganze Blüthenköpfchen der Compositen hat im ausgebildeten Zustande eine bald flach scheibenförmige, oder zuweilen selbst in der Mitte etwas vertiefte, schüsselartige, bald halbkuglige, bald mehr oder weniger kegelförmige Gestalt. Die einzelnen Formen sind durch zahlreiche Uebergänge mit einander verbunden.

[1]) Die Untersuchungen erstrecken sich auf folgende Pflanzen:
Echinops sphaerocephalus L., Leucheria senecioides Hook., Moscharia pinnatifida R. et P., Broteroa trinervata Pers., Bellis perennis L., Taraxacum officinale Web., Doronicum macrophyllum Fisch., Anthemis austriaca Iacq., Hieracium umbellatum L., Centaurea dealbata Willd., Telekia speciosa Baumg., Erigeron speciosus D. C., Rudbeckia laciniata L., Galinsoga parviflora Cav.

Zuerst bilden sich etwas unter dem Gipfel des Sprosses, der ein Blüthenköpfchen werden soll, die Blättchen des Hüllkelches, welche sehr schnell in die Länge wachsend sich über dem Vegetationskegel zusammenneigen und so den jungen Spross von oben überdecken.

Schon während dieses Wachsthums der Hüllblättchen erheben sich in akropetaler, respective centripetaler Reihenfolge kleine Zellenhöcker in spiraliger Stellung, die Anlagen der einzelnen Blüthen.

Was die Geschwindigkeit betrifft, mit der die Anlage der einzelnen Blüthen erfolgt, so ist dieselbe sehr verschieden. Bei einigen Compositen, z. B. sehr ausgeprägt bei Taraxacum officinale und Anthemis austriaca, erfolgt die Bildung der Höcker ungemein rasch, und auch in der weiteren Entwicklung halten die einzelnen Blüthen ziemlich gleichmässig Schritt, so dass die peripherischen den im Centrum stehenden in ihrer Ausbildung nur wenig voraus sind. Von diesem einen Extreme finden ganz allmähliche Uebergänge zu dem entgegengesetzten statt, wo, wie z. B. bei Doronicum macrophyllum und Bellis perennis, das Centrum des Blüthenbodens noch glatt erscheint, oder höchstens nur leicht vortretende Höcker zeigt, während in den Blüthen an der Peripherie und in deren Nähe schon alle Blattorgane der Blüthe, zuweilen selbst die Samenknospe angelegt sind.

Auch die Weiterentwicklung findet im Allgemeinen so statt, dass die Blüthen um so mehr in ihrer Ausbildung fortgeschritten sind, je näher sie dem Rande des Köpfchens stehen. Es wird somit in der Entwicklung die acropetale Folge der Entstehung eingehalten.

Etwas abweichend davon verhalten sich in dieser Beziehung die vielköpfigen Blüthenköpfe der Gattung Echinops. Zunächst entstehen an dem kegelförmigen Ende des Sprosses, der das Köpfchen bilden soll, auch hier Höcker in acropetaler Reihenfolge, welche sich später zu den einblüthigen Köpfchen entwickeln. Die zuerst entstandenen aber schreiten so langsam vor, dass sie immer noch ganz einfache Höcker darstellen, wenn bereits der ganze Kegel mit den Anlagen der einzelnen Köpfchen bedeckt ist. Von diesem Zeitpunkt an eilen jedoch die oberen Blüthen den unteren um ein Beträchtliches voraus; die Weiterentwicklung wird somit basipetal. Ebenso verhält sich nach Buchenau's Angabe, die ich auch durch eigene Beobachtung bestätigen kann, Lagascea mollis. [1])

[1]) Bot. Zeit. 1872, p. 355.

Die dadurch herbeigeführten Unterschiede gleichen sich jedoch im Verlauf der Zeit so weit wieder aus, dass die Vollendung und Entfaltung der einblüthigen Köpfchen ziemlich gleichzeitig erfolgt.

Bevor aber das einzelne Köpfchen zur Production einer Blüthe gelangt, hat es noch folgende Entwicklungsphasen zu durchlaufen. Jeder auf dem gemeinschaftlichen Receptaculum stehende Zellhöcker beginnt nämlich, wenn er halbkuglige Form erreicht hat, nicht sofort sich am Gipfel abzuplatten, sondern er erzeugt erst und zwar aus dem Periblem in spiraliger $^2/_5$ Stellung eine Anzahl von Involucralblättern. Dies geschieht zuerst bei den an der Spitze der Hauptaxe stehenden Köpfchen. Am einzelnen Köpfchen nun entwickelt sich der grösste Theil dieser Involucralblätter von den zuerst auftretenden an basipetal; doch auch oberhalb derselben kommen noch einige zum Vorschein. Erst wenn zwei bis drei Reihen solcher Hüllblätter angelegt sind und namentlich die zuerst entstandenen schon eine bedeutende Länge erreicht haben, schickt sich der Gipfel durch Abplattung zur Blüthenentwicklung an. (Vergl. §. 2 ff.)

Ferner muss hier der Blüthenstand von Broteroa trinervata und seine eigenthümliche Entwicklung erwähnt werden.[1]) Der cymöse Blüthenstand von Broteroa stellt ein zusammengesetztes Köpfchen von interessanter Beschaffenheit dar. Zuerst fallen die im Centrum dicht gehäuften Blüthen in's Auge, die ganz den Eindruck eines gewöhnlichen Compositenblüthenstandes machen. Dann treten aber an vier Stellen, nämlich vorn und hinten und dazwischen rechts und links in den Achseln der gegenständigen Blätter weitere normale Sprosse auf, die wieder zu Blüthenständen werdend sich weit über das Niveau des nächst älteren Blüthenstandes erheben. Nur der Spross, welcher auf der nach der Hauptaxe zugewendeten Seite steht, bleibt sehr kurz und endigt in einem, keine weiteren Verzweigungen bildenden Blüthenstand, der infolge dessen mit dem nächst älteren einen einzigen zu bilden scheint (Fig. 1 u. 2 Tab. IX) Wenn aber einer der übrigen drei Sprosse eine gewisse Ausbildung erreicht hat und zwar ungefähr zu der Zeit — theils etwas früher, theils etwas später —, wo er anfängt, sich in einzelne Theile zu differenziren, kommt wieder ein neuer Spross zwischen diesem und dem alten Blatt zum Vorschein, und dieser Vorgang findet mehrere

[1]) Siehe auch die Erklärung der Abbildungen zu Tafel IX.

Male hintereinander statt. Jeder so entstandene Spross wiederholt immer die Verhältnisse seines Muttersprosses in der schon oben angegebenen Weise, dass jedesmal der an der dem Muttersprosse zugewendeten Seite stehende Zweig ganz kurz und einfach bleibt. Ueberhaupt unterscheiden sich alle diese jüngeren Sprosse von den älteren dadurch, dass sie in allen ihren Theilen schwächer entwickelt sind. Der Vegetationskegel ist nicht so flach und niedrig, wie der der älteren Sprosse, sondern mehr lang kegelförmig, und die Blüthen der jüngeren Köpfchen werden minder zahlreich entwickelt.

Diese normalen Sprosse entstehen aber sonderbarer Weise nicht aus der Axe, sondern aus dem Blatte (Fig. 3 u. 4) und zwar unmittelbar an der Basis desselben aus dem Gewebe zwischen der Epidermis und dem Blattmittelnerven. Dieser entschieden interessante Fall steht indessen nicht vereinzelt da. Schon Pringsheim[1]) fand bei seinen Untersuchungen über Utricularia, dass sich als ganz normale Erscheinung auf den Blättern dieser Pflanze neue Sprosse entwickeln, auch wenn sie noch mit der Mutterpflanze in Verbindung sind. Da diese Sprosse sich von anderen wesentlich nur dadurch unterscheiden, dass sie in allen ihren Theilen eine schwächere Ausbildung erfahren, so nennt er sie „kümmerliche Sprosse". Die Art ihrer Entstehung beschreibt Pringsheim in ganz ähnlicher Weise, wie ich es bei Broteroa beobachtet habe.

Auch Warming führt einige solche Fälle an.[2])

Bei Broteroa treten dicht an der Basis des Blattes in den 2—3 äusseren Parenchymschichten tangentiale Theilungen auf, denen dann auch radiale Theilungen nicht nur in diesen, sondern auch in der Epidermis folgen. Die Mitte der Blattbasis erhält dadurch eine Anschwellung, welche weiter wachsend bald kegelförmige Gestalt an-

---

[1]) Pringsheim, Zur Morphologie der Utricularien. (Monatsberichte d. königl. Academie der Wissenschaften. Febr. 1869. Berlin pag. 13. u. 19.)

[2]) Warming, Résumé du Mémoire intitulé: Recherches sur la ramification des Phanérogames. Copenhague 1872. p. XX..... les bourgeons qui incontestablement se forment soit en entier, soit en majeure partie, *dans la base des feuilles* chez l'Amorpha, le Salix nigricans, le Sedum Fabaria et le Ranunculus acris.....

ibidem p. XXII..... mais des figures de M. Caruel (Ann. d. Sc. 1. c, pl. VIII, fig. 12) je puis seulement conclure, que..... le bourgeon se développe *de la base de la feuille* déjà formée.....

nimmt und unterhalb der Spitze die gegenständigen Blätter entwickelt.

An dem so angelegten Köpfchen entstehen nun in akropetaler Reihenfolge und später auch intercalar eine grössere Anzahl von Höckern, welche entweder einfach bleiben und dann unmittelbar eine Blüthe produciren, oder die zum Theil im ganz jungen Zustande schon wieder Zweige mit je einer Blüthe entwickeln. Auf jedem Receptaculum also, wie wir im letzteren Falle die gemeinschaftliche Basis bezeichnen können, stehen 1—4 Blüthen, und zwar sind dieselben theils Zwitter, theils weibliche, die in ihrer gegenseitigen Anordnung gar keine bestimmte Regel erkennen lassen.

2. Erstes Auftreten der einzelnen Blüthen.

Die einzelne Blüthe wird auf dem vorher ganz glatten Blüthenboden als kleiner Hügel sichtbar, welcher dadurch entsteht, dass einige Zellen des Periblems anfangen, sich bedeutender in radialer Richtung zu strecken und dadurch das vorläufig noch ungetheilt bleibende Dermatogen emporzuwölben (Fig. 5). Die so vergrösserten Periblemzellen theilen sich dann durch tangentiale Wände, worauf in den neuerdings entstandenen Periblemzellen sowohl, als auch nun in den darüber liegenden Dermatogenzellen radiale Scheidewände folgen, während in den tiefer liegenden inneren Schichten Theilungen nach allen Richtungen dazu beitragen, nicht nur die Höhe, sondern auch die Breite des Höckers zu vergrössern. Diese Vorgänge dauern fort, bis der Höcker etwa eben so hoch als an seiner Basis breit geworden ist und halbkugelförmige Gestalt angenommen hat.

3. Die Bracteen.

In diesem Stadium und oft noch früher werden bei solchen Blüthen, welche Bracteen besitzen, dieselben angelegt, und zwar geschieht dies dadurch (Fig. 6—8), dass an der Basis des Höckers auf einer Seite einige Periblemzellen sich, wie bei der Blüthenanlage, stark vergrössern und durch tangentiale Wände theilen, was dann im emporgewölbten Dermatogen das Auftreten radialer Scheiwände zur Folge hat. Die junge Bractee wächst dann rasch weiter um sich über die junge Blüthe zu legen.

In der eben geschilderten Weise findet die Entwicklung der Bracteen bei Telekia speciosa, Anthemis austriaca, Broteroa trinervata und wahrscheinlich bei vielen anderen statt. Die Bractee ist in diesem Falle weiter Nichts, als das erste Blatt der Blüthenaxe.

In einigen anderen Fällen jedoch z. B. bei Rudbeckia laciniata tritt erst die Bractee und dann die Blüthe auf.

Wenn Koehne [1]) und Buchenau [2]) diesen letzteren Fall überhaupt auf alle Compositen angewendet wissen wollen, so gehen sie darin zu weit.

Nach Koehne kommen also entweder zuerst die Bracteen zum Vorschein und in deren Achseln entwickeln sich die Blüthen, oder beide treten gleichzeitig auf. Die ganze Erscheinung erklärt er so, dass Blüthe und Bractee schon vor ihrem äusserlichen Hervortreten mit einander verwachsen seien und dass letztere nur eher zur Ausbildung gelange.

Ich habe den Ausdruck „verwachsen" immer absichtlich vermieden, denn es widerstrebt doch jeder naturgemässen Anschauungsweise, dass zwei Organe mit einander verwachsen können, die überhaupt noch gar nicht vorhanden sind. Wenn Koehne dagegen einwenden wollte, dass sie im inneren Gewebe wirklich schon existiren, so würde er damit, wie er auf Seite 15 seiner Abhandlung bei Darlegung der Entstehung der Spreuborsten auch wirklich geneigt zu sein scheint, eine Ansicht aussprechen, die der alten, glücklich überwundenen Einschachtelungstheorie bei den Thieren nicht unähnlich ist.

4. Die Blumenkrone.

Wenn der Zellhöcker, welcher sich zur Blüthe ausbilden soll, ungefähr die Form einer Halbkugel erreicht hat, so macht sich im weiteren Wachsthum des ganzen Gebildes insofern eine Differenz bemerkbar, als der Gipfel anfängt, langsamer in die Höhe zu wachsen, wie eine ihn umgebende, ringförmige Zone. Dies hat zur Folge, dass der Gipfel allmählich immer weniger über seine Umgebung hervorragt und zuletzt sogar tiefer zu liegen kommt, bis die junge Blüthe etwa eine schlüsselförmige Gestalt angenommen hat (Fig. 9—11).

---

[1]) Koehne, l. c. p. 15—18.

[2]) Buchenau in Bot. Zeit. 1872, p. 309.

Auch hier ist es wieder das Periblem, welches die erste Veranlassung zur Bildung des neuen Organs, der Blumenkrone, giebt. Auf dünnen Längsschnitten, z. B. bei Doronicum macrophyllum, Telekia speciosa, Anthemis austriaca, Bellis perennis u. s. w., sieht man um diese Zeit, dass von den vorher einfach pallisadenförmig unter dem Dermatogen stehenden Periblemzellen sich die oben rechts und links vom Gipfel gelegenen bedeutend, vorzüglich in radialer Richtung, vergrössern und durch tangentiale, der Aussenfläche parallele Scheidewände theilen.

In Bezug auf das gegenseitige Zeitverhältniss zwischen der Entstehung der Kronenröhre und der fünf freien Corollenzipfel stehen Buchenau und Koehne in directem Widerspruch mit einander. Nach Koehne's Ansicht [1]) entsteht nämlich die Kronenröhre v o r, nach Buchenau's Meinung [2]) n a c h dem Auftreten der fünf freien Zipfel. Bevor ich aber näher auf die Erörterung dieser Frage eingehe, will ich erst noch einen darauf bezüglichen, sehr interessanten Fall erwähnen, der vielleicht etwas zur Klärung des fraglichen Verhältnisses beitragen dürfte.

Bei Broteroa trinervata nämlich stehen, wie schon oben erwähnt, Zwitter und weibliche Blüthen regellos in einem Köpfchen neben einander. Die Stellung eines auftretenden Höckers lässt also gar keinen Schluss auf die künftige Natur der jungen Blüthe ziehen. Und doch lässt sich, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, schon deutlich erkennen, ob man es im gegebenen Falle mit einer weiblichen oder Zwitterblüthe zu thun habe, noch ehe die Anlage von Staubblättern bemerkbar ist.

Bei den weiblichen Blüthen wächst der ringförmig sich erhebende Wall lange Zeit gleichmässig fort, ohne an seinem Rande bemerkbare Hervorragungen erkennen zu lassen, und erst ziemlich spät, wenn die Corollenhöhlung im Innern schon tief, kraterförmig geworden ist, kurze Zeit vor dem Auftreten der Griffelblätter, machen sich am Rande fünf leichte Hervorragungen sichtbar, die überhaupt keine bedeutende Grösse erreichen und die kurzen Zipfel der später glockenförmigen Krone darstellen (Fig. 13—15). Dadurch, dass gleichzeitig die eine Seitenhälfte der Corolle immer ein wenig schnel-

[1]) Koehne, l. c. p. 44 ff.
[2]) Bot. Zeit. 1872, p. 308.

ler wächst, als die andre, wird die bilaterale Ausbildung dieser weiblichen Blüthen hervorgerufen.

Ganz anders dagegen entwickelt sich gleich anfangs die Corolle der Zwitterblüthen von Broteroa (Fig. 16[a] u. 16 [b]). Hier erscheinen sofort nach dem Auftreten des freien ringförmigen Randes deutlich die ersten Anlagen der fünf Kronenzipfel, und diese sind in ihrer Entwicklung schon sehr vorgeschritten, ehe die Staubgefässe sichtbar werden.

Die Entscheidung der Frage, ob zuerst die Kronenröhre oder deren freie Zipfel entstehen, wird nun wesentlich mit davon abhängen, ob man den zuerst auftretenden ringförmigen Wulst, den KOEHNE „Primordialring" nennt und den er als ein Analogon des EICHLER-schen Primordialblattes [1]) betrachtet, für ein Axenorgan oder für die Basis der „verwachsenen" Petala hält. KOEHNE ist, wie vor ihm DUCHARTRE, der letzteren Ansicht; ja noch mehr: In KOEHNE's „Primordialring" sind nicht nur die fünf Petala, sondern mit diesen zugleich auch die fünf Stamina verwachsen. [2]) Zur Unterstützung seiner Ansicht citirt er, wie ich glaube, nicht zutreffend, eine Stelle HOFMEISTER's [3]), da derselbe an dieser Stelle höchst wahrscheinlich den gewöhnlichen Fall sogenannter Verwachsung vor Augen hat, wo ursprünglich deutlich getrennte Sprosse erst dadurch später verwachsen erscheinen, dass ihre gemeinschaftliche Basis gleichmässig weiter wächst.

Bei der gamopetalen Corolle der Compositen sind die fünf ursprünglich angelegten Zipfel später gerade noch so frei, wie früher, denn sonst könnten sie als solche eben nicht mehr bemerkt werden; nur ihren Ort haben sie durch das Wachsthum des ganzen ringförmigen Zellgürtels, auf dem sie stehen, verändert. [4])

Ganz anders und, wie mir scheint, plausibler gestalten sich

[1]) Eichler, Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes Marburg 1861.

[2]) Koehne, l. c. p. 47.

[3]) Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, p. 549.

[4]) Es wäre wohl überhaupt gerathen, den Ausdruck „verwachsen" nur auf diejenigen wenigen Fälle anzuwenden, wo vorher vollständig isolirte Pflanzentheile an Stellen mit einander verschmelzen, die zuvor in keinem unmittelbaren Zusammenhang standen (Sachs, Lehrbuch 4. Aufl. p. 226).

diese Verhältnisse, wenn man mit Schleiden [1]), Buchenau [2]), Payer [3]) und Sachs [4]) den ersten ringförmigen Wulst als Theil der Axe betrachtet.

Die Gestaltung des Zellnetzes verschiedener Entwicklungsstadien vom ersten Auftreten des Wulstes an bis zur Anlage der Stamina hat die letzte Ansicht bestätigt.

Der ringförmige Wulst hat nämlich bei seinem ersten Auftreten einen ziemlich bedeutenden Durchmesser. An seiner Bildung betheiligen sich gewöhnlich mehrere Periblemzellen, in welchen erst tangentiale und später radiale Wände auftreten. Beim weiteren Wachsthum nimmt nach oben der Querdurchmesser des Ringes immer mehr ab, so dass kurz vor dem Auftreten der Stamina der obere Theil des Ringes meist nur noch zwei oder selbst nur noch eine einzige Periblemzellenlage zwischen der inneren und äusseren Dermatogenschicht zeigt (Fig. 9. u. 12). Ich betrachte nun die untere, dickere Hälfte des Ringes als noch zur Axe gehörig. Dieselbe entsteht ganz gleichmässig an allen Stellen des Umfangs, und auch die obere bildet sich in allen Punkten gleichzeitig aus der unteren, nur mit dem Unterschiede, dass von diesem Zeitpunkt ab an fünf Stellen des Umfanges ein rascheres Wachsthum stattfindet, während fünf andre zwischen jenen gelegene Regionen langsamer wachsen. Je nachdem nun der Unterschied zwischen zwei benachbarten Stellen in Bezug auf die Geschwindigkeit des Wachsthums grösser oder geringer ist, wird es auch scheinen, als ob in dem einen Falle die Corollenzipfel zuerst auftreten, im anderen Falle die Kronenröhre.

Was die Entwicklung der Corolle der bandförmigen Strahlblüthen anbelangt, so kann ich die Angaben von Payer [5]) und Koehne [6]) bestätigen. Zuerst treten, wie ich an den Randblüthen von Bellis perennis, Doronicum macrophyllum und Anthemis austriaca beobachtete, wie bei den Röhrenblüthen ganz regelmässig die Anlagen zu fünf Corollenzipfeln auf; sehr zeitig aber wird das

---

[1]) Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 4. Aufl. p. 439.

[2]) Buchenau in Verhandl. d. Senkenb. Ges. p. 112, Anm. I.

[3]) Payer, Organogénie p. 712 et 724.

[4]) Sachs, Lehrbuch 4 Aufl. p. 548.

[5]) Payer, l. c. pl. 134, Fig. 25—31.

[6]) Koehne, l. c. p. 18 f.

Wachsthum der beiden nach dem Centrum des Köpfchens gekehrten Petala langsamer und hört an den beiden rechts und links von diesen gelegenen Punkten bald ganz auf, während die drei nach der Peripherie des Köpfchens zu stehenden Petala gemeinschaftlich sowohl bedeutend in die Länge wachsen, als auch, hauptsächlich durch tangentiale Streckung der Zellen, ihren Querdurchmesser vergrössern.

Die Entwicklung der Corolle der Liguliflor en, die ich bei Hieracium umbellatum verfolgte, stimmt in den ersten Stadien ganz mit dem Vorigen überein. Was dagegen die weitere Ausbildung der äusseren Form betrifft, so kann ich auch hier das bestätigen, was Koehne [1]) und Buchenau [2]) schon beobachtet haben, d. h. es werden zuerst ganz regelmässig fünf Petala angelegt, aber sehr bald hört das Wachsthum an dem zwischen den beiden inneren Petalis liegenden Orte auf und so erscheint die ausgebildete Corolle der Länge nach aufgeschlitzt.

Wie gänzlich unrichtig die Angaben von C. O. Weber [3]) sind, welcher die Corolle von Taraxacum officinale [4]) als einen geschlossenen Cylinder entstehen lässt, der erst später durch das Wachsthum des Griffels und der Antheren von oben nach unten aufgeschlitzt wird, hat schon Buchenau am zuletzt angeführten Orte dargethan.

Wie Koehne nach Abbildungen von Maout und Decaisne [5]) richtig vermuthet und wofür auch Buchenau als Beispiel die zweilippigen Randblüthen von Siegesbeckia orientalis anführt, nehmen die Blüthen der Labiatifloren eine Mittelstellung zwischen bandförmigen Strahlblüthen und Röhrenblüthen ein. Meine Untersuchungen an Leucheria senecioides und Moscharia pinnatifida [6]) bestätigten dies. Bei diesen beiden Gattungen geht die Entwicklung der Corolle so lange ganz regelmässig wie bei Röhrenblüthen vor sich,

[1]) Koehne, l. c. p. 18.

[2]) Bot. Zeit. 1872, p. 309 f.

[3]) Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preussischen Rheinlande und Westphalens. 1860. XVII. p. 333 ff.

[4]) Dasselbe behauptet er auch für die Randblüthen von Bellis perennis und Doronicum alpinum.

[5]) Traité de Botanique. Par le Maout et Decaisne. p. 139.

[6]) Hildebrand beschreibt den Blüthenstand von Moscharia ausführlich in Bot. Zeit. 1872. p. 7.

bis nicht nur die Staubblätter eine ziemliche Ausbildung erlangt haben, sondern meistens auch schon der Griffel deutlich sichtbar ist. Dann aber verlangsamen die beiden inneren Petala ihr Wachsthum, während die drei äusseren stark in die Länge wachsen und sich infolge ungleichseitigen Wachsthums oben über den Gipfel der Blüthe hinweg auf der Innenseite wieder etwas abwärts biegen. Die seitlichen Ränder beider Lippen bleiben während dieser Vorgänge noch dicht aneinander liegen; erst bei der Entfaltung der Blüthe biegen sich dieselben stark nach aussen und die kleine zweizähnige Oberlippe rollt sich sogar bedeutend rückwärts ein.

5. Die Staubblätter.

Wie bei der Corolle so macht sich auch bei den Staubblättern das erste Auftreten dadurch bemerklich, dass sich gewöhnlich eine Periblemzelle stark vergrössert und infolge dessen die darüber liegenden Dermatogenzellen etwas nach aussen vorgewölbt werden (Fig. 12 u. 17). Die Stamina treten alternirend mit den fünf Petalis, etwas tiefer als diese, auf der Innenseite des Ringwulstes auf. Das Staubblatt wächst dann durch lebhafte Theilung und Streckung seiner Zellen sehr rasch in die Länge. Erst sehr spät, wenn schon die Anlage der Samenknospe deutlich sichtbar ist, tritt in dem grösseren oberen Theil auch ein Wachsthum in die Dicke ein, während eine kleine Region an der Basis sich vorwiegend durch ferneres intercalares Längenwachsthum zum Filament ausbildet. Endlich wird kurz vor der Entfaltung der Blüthe dadurch, dass die ringförmige Zone der Axe, in welcher Blumenkrone und Staubgefässe stehen, intercalar weiter wächst und sich dabei corollinisch ausbildet, der untere den Staubblättern und der Kronenröhre gemeinschaftliche Theil entwickelt.

Dass ich mich nicht mit der Ansicht von Koehne, nach welcher die Anlage der Stamina schon in dem „Primordialring" enthalten sein soll, befreunden kann, wurde schon oben erwähnt. Die Staubblätter sind einfach der nach den Petalis nächst jüngere Blattkreis der hohl gewordenen Blüthenaxe.

Interessant ist es, dass nicht nur bei Zwitterblüthen, sondern auch bei weiblichen meistens die Staubgefässe ganz regelmässig angelegt werden, ihren Ursprung ebenfalls aus dem Periblem nehmend, wie es oben beschrieben wurde (Fig. 15. u. 18). Ich beobachtete

dies namentlich an den weiblichen Blüthen von Broteroa trinervata und den Randblüthen von Bellis perennis. Dasselbe giebt auch Koehne für Dahlia variabilis, Callistephus chinensis und Silphium Hornemanni an. Diese Staubgefässe bleiben aber sehr früh in ihrer Entwicklung stehen und gehen dann mit in das Gewebe der Corolle ein. Gewöhnlich sieht man nur in den das Dermatogen emporddrängenden Periblemzellen eine einzige tangentiale Theilung auftreten. Zuweilen jedoch (Fig. 19) ist selbst dann noch, wenn schon die Samenknospe eine ziemliche Ausbildung erlangt hat, an der Basis der Corolle, dem Griffel zugewendet, eine schwache Anschwellung von 2—3 Zellen als letztes Rudiment der Staubgefässe wahrzunehmen.

Ob diese rudimentären Staubblätter darauf hindeuten, dass die Compositen früher überhaupt keine weiblichen Blüthen besassen, oder ob sie umgekehrt der Anfang einer Weiterentwicklung in dem Sinne sind, dass sich die weiblichen im Verlaufe der Zeit ebenfalls in Zwitterblüthen umwandeln, wage ich nicht zu entscheiden, besonders da bei den uns erhaltenen Resten von Compositen aus der Tertiärflora derartige Feinheiten unmöglich zu erkennen sind.

6. Der Griffel.

Auch die Anlage des Griffels [1]) geht, wie bei den vorhergehenden Organen, vom Periblem aus (Fig. 20 u. 21). Die Weiterentwicklung des weiblichen Organs in den Röhrenblüthen [2]) bietet, abgesehen von dem später auftretenden Discus, der weiter unten besonders besprochen werden soll, keine bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten dar.

Koehne [3]) glaubt aus dem Umstande, dass er mehrfach das vordere Griffelblatt länger gesehen hat, als das hintere, und aus der Form der Fruchtknotenhöhle (siehe weiter unten pag. 163) folgern zu müssen, dass ersteres etwas früher entstehe als letzteres.

Buchenau [4]) dagegen zieht aus dieser ungleichen Länge der

---

[1]) Buchenau, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Pistills. (Linnaea 1852, p. 630 ff.)

[2]) conf. p. 146.

[3]) Koehne, l. c. p. 8.

[4]) Bot. Zeit. 1872, p. 308.

Carpelle gar keinen Schluss auf die Zeit der Anlage, sondern erklärt sehr richtig die Erscheinung einfach als durch nicht völlig mediane Führung des Schnittes veranlasst. In der That sind bei den regelmässigen Röhrenblüthen die beiden Griffelschenkel das beste Kriterium, ob der Schnitt richtig geführt worden ist.

Bei den Randblüthen von Bellis perennis dagegen und den bilateralen weiblichen Blüthen von Broteroa trinervata haben die beiden Griffelschenkel wirklich ungleiche Länge, und zwar ist immer der nach dem Rande des Köpfchens, beziehentlich nach der stärker ausgebildeten Corollenseite zugekehrte Schenkel der kürzere. Ihre Entstehung aber ist auch hier eine gleichzeitige, und die ungleiche Länge wird nur durch das spätere ungleiche Wachsthum hervorgerufen.

7. Der Discus.

Erst sehr spät, wenn schon die Samenknospe deutlich sichtbar ist, geht an der Basis des Griffels eine eigenthümliche Veränderung vor sich. Im Längsschnitt gesehen vergrössert sich eine — oder mehrere — nahe an der Basis gelegene Periblemzelle sehr stark und theilt sich durch tangentiale Wände, denen später radiale Theilungen auch im Dermatogen folgen (Fig. 22—28). Auf diese Weise entsteht rings um die Basis des Griffels ein wallförmiges Gebilde, das sogenannte Nectarium oder der Discus. Er verdankt also seine Entstehung einfach einer Anschwellung der Griffelbasis.

Ueber die morphologische Bedeutung des Discus sind schon sehr verschiedene Ansichten aufgestellt worden.

Robert Brown [1]) war der Meinung, der Discus sei ein Kreis umgewandelter Staubgefässe. Dass dies nicht der Fall ist, folgt aus der späten Zeit und dem Ort seines Auftretens.

Payer [2]) spricht über den Discus der Compositen speciell gar nicht, er bemerkt nur, dass der Discus der Blüthen überhaupt nur eine Modification des Gewebes eines Organs, und zwar meistens der Blüthenaxe sei.

Buchenau [3]) giebt an: „Dass es" — nämlich das Nectarium —

[1]) R. Brown, Vermischte Schriften, II, p. 598.

[2]) Payer, l. c. p. 741.

[3]) Verhandl. d. Senkenb. Ges. p. 118.

„kein selbstständiges Organ ist, sondern nur eine starke Ausbildung des zwischen Staubgefässen und Pistillen liegenden Axengliedes, wird durch die späte Ausbildung desselben auf das Deutlichste bewiesen.“ Das erstere kann zugegeben werden, das letztere nicht; denn die Entwicklungsstadien des Discus, welche Buchenau abbildet, sind schon viel zu weit vorgeschritten, als dass sie einen sicheren Schluss auf ihre Entstehung gestatteten. Auch später in seiner Kritik der Koehne'schen Arbeit [1]) ist Buchenau bei seiner alten Ansicht stehen geblieben, da er dort geradezu sagt, für seine Ansicht spreche der Umstand, dass der Discus sich nicht aus der schon gebildeten Basis des Griffels durch seitliche Verdickung bilde, sondern sich aus dem Grunde der Blüthe erhebe. Dem muss ich — und auch Koehne [2]) stimmt darin mit mir überein — nach Allem, was ich gesehen habe, direct widersprechen. Alle genügend jungen Zustände zeigen immer, dass es die Griffelbasis ist, welche die Veranlassung zur Discusbildung giebt.

Sachs [3]) spricht sich in dieser Hinsicht nur dahin aus, dass eine allgemeine morphologische Behandlung der Nectarien unthunlich sei; den Discus der Compositen bezeichnet er einfach als fleischiges Polster an der Basis des Griffels.

Ehe ich diesen Gegenstand verlasse, muss ich noch eine Eigenthümlichkeit erwähnen, die gerade der Discus der Compositen ziemlich häufig zeigt. Bei Moscharia, Leucheria, Echinops und Taraxacum nämlich befindet sich auf dem oberen Rande ein Kreis von Spaltöffnungen, die gewöhnlich etwas über die umgebenden Zellen hervorragend dem Discus das Aussehen geben, als ob er mit Knöpfen besetzt wäre. Bei den Gattungen Leucheria und Moscharia ist in Bezug auf die Stellung dieser Spaltöffnungen noch die merkwürdige Regelmässigkeit vorhanden, dass bei der ersteren der Porus immer in der Richtung der Tangente, bei der letzteren mehr oder weniger in der Richtung des Radius des Discus liegt.

Neuerdings hat auch Juergens [4]) bei Echinops und, wie er an-

[1]) Bot. Zeit. 1872. p. 369.

[2]) Koehne, l. c. p. 63.

[3]) Sachs, l. c. p. 552.

[4]) Jürgens, Ueber den Bau und die Verrichtung derjenigen Blüthentheile, welche Honig oder andre zur Befruchtung nöthige Säfte aussondern. (Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. 10. März 1874).

giebt, schon früher Caspary bei anderen Compositen Spaltöffnungen auf dem Discus beobachtet.

8. Der Fruchtknoten.

Gegenwärtig zweifelt wohl die Mehrzahl der Botaniker nicht mehr daran, dass der unterständige Fruchtknoten der Compositen ein Axenorgan ist. Nur Koehne vertritt noch, abgesehen von Robert Brown [1]), welcher annahm, dass sich die Blumenkrone bis zum Grund der Fruchtknotenhöhle erstrecke, die Entstehung desselben aus Verwachsung der Blüthenblattkreise. Er giebt selbst zu, dass es weit einfacher ist, den unterständigen Fruchtknoten als Axenorgan zu betrachten [2]), und dass auch die Entwicklungsgeschichte dafür spreche. [3]) Trotzdem versucht er, seiner Ansicht über Verwachsung mehrerer Organe zu Liebe, auf ziemlich künstliche und complicirte Art die Blattnatur des unterständigen Fruchtknotens zu beweisen.

Nach Koehne [4]) kommt die Fruchtknotenwand dadurch zu Stande, dass sich die Fruchtblätter in Oberblatt und Blattgrund der mit der Basis der Staubblätter verwachsen bleibt, zu sondern beginnen und dass sich letzterer unter Theilnahme der Staubblattbasis streckt. Weil nun die Carpelle mit den Staubblättern verwachsen sind und „da die Basis der Stamina in enger Verbindung mit der der Blumenkrone steht, so werden auch die Blumenblätter an der Bildung der Fruchtknotenwand theilnehmen". Es leuchtet jedem Unbefangenen sofort ein, wie geschraubt eine solche Erklärung ist. Zwar fügt Koehne noch hinzu: „Diese Vorgänge könnten zugleich von einer ringförmigen Erhebung des Axenendes begleitet sein", jedoch scheint er selbst darauf kein besonderes Gewicht zu legen.

Schleiden [5]) stellte meines Wissens zuerst die Ansicht von der Axennatur des unterständigen Fruchtknotens auf.

[1]) R. Brown, l. c. p. 512. Anm.

[2]) Koehne, l. c. p. 50.

[3]) ibid. p. 49.

[4]) ibid. p. 51 u. 54.

[5]) Schleiden, l. c. p. 379 u. 435.

Buchenau [1]) erklärt ihn bei den Dipsaceen ausdrücklich für ein Axenglied, und dass er bezüglich der Compositen derselben Meinung ist, geht aus seiner Kritik der Koehne'schen Arbeit hervor. [2])

Hofmeister [3]) verwirft die Erklärung des unterständigen Fruchtknotens durch Verwachsung consecutiver Blattkreise der Blüthe ebenfalls, da die Blüthenaxe bereits hohl ist, ehe besondere Blattorgane hervortreten.

Auch Cramer [4]) und Payer [5]) schliessen sich dieser Auffassung an.

Ebenso vertritt Sachs [6]) die Axennatur des unterständigen Fruchtknotens ganz entschieden, indem er sagt: „Der unterständige Fruchtknoten epigynischer Blüthen entsteht durch Verlangsamung oder völliges Erlöschen des Scheitelwachsthums der jungen Blüthenaxe, deren peripherisches Gewebe sich als Ringwall erhebt und auf ihrem freien Rande die Blüthenhüllen, die Stamina und die Carpelle erzeugt".

In der That sieht man auch (Fig. 29 u. 30) bei näherem Eingehen auf die Zellen, dass es hauptsächlich die zwischen dem Grunde der Fruchtknotenhöhle und der Insertionsstelle der Carpelle liegende Region der hohlen Blüthenaxe ist, welche sich durch Streckung ihrer Zellen in die Länge und durch das Auftreten von Quertheilungen derselben auszeichnet.

Bis zu dem Zeitpunkt, wo die beiden Griffelschenkel an einander stossen, ist der Grund der Fruchtknotenhöhle noch ganz flach und horizontal. Von da ab aber tritt infolge ungleichseitigen Wachsthums insofern eine Unregelmässigkeit ein, als die Fruchtknotenhöhle, auf einem medianen Längsschnitt gesehen, die Form eines ungleichschenkligen Dreiecks zeigt. Der Grund der Fruchtknotenhöhle steigt vom vorderen nach dem hinteren Carpell zu als schiefe Ebene schräg aufwärts. Der Neigungswinkel dieser schiefen Ebene gegen die Horizontale ist bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden. Während z. B. bei Leucheria, Moscharia und Echinops die

---

[1]) Verhandl. d. Senkenb. Ges. p. 123.

[2]) Bot. Zeit. 1872, p. 307.

[3]) Hofmeister, l. c. p. 551.

[4]) Cramer, l. c. p. 132.

[5]) Payer, l. c. p. 733.

[6]) Sachs, l. c. p. 548.

Abweichung von der Horizontalen nur wenige Grade beträgt, steigt sie bei Broteroa und besonders bei den Randblüthen von Bellis bis 45° und darüber.

Anstatt diese Erscheinung durch Wachsthumsvorgänge zu erklären, sagt Koehne [1]): „Es rührt dies daher, dass der ziemlich ebene Grund der Fruchtknotenhöhle mit dem vorderen Fruchtblatt einen spitzen, manchmal bis zu 45° abnehmenden Winkel bildet, mit dem hinteren Fruchtblatt aber unter einem stumpfen Winkel zusammenstösst, also nach dem Centrum des Blüthenköpfchens hin ansteigt".

Mit diesen Worten ist aber nur idem per idem erklärt. [2])

Aus der ungleichseitigen Gestalt der Fruchtknotenhöhle zieht Koehne ferner den Schluss, dass das vordere Carpellblatt im Anfang immer länger sein müsse, als das hintere, und weiter, dass jenes wahrscheinlich um ein Geringes früher [3]) und tiefer [4]) entstehe, als dieses (conf. p. 158). Dagegen ist aber zu bemerken, dass für das gegenseitige Zeitverhältniss der Entstehung beider Carpellblätter sowohl, als auch für ihre ursprüngliche Grösse so späte Entwicklungsstadien, wie sie Koehne abbildet, gar nicht maassgebend sein können und dass auf die wirkliche Beobachtung der gleichzeitigen Entstehung jedenfalls ein grösseres Gewicht zu legen ist, als auf Vermuthungen.

9. Die Samenknospe.

Die Samenknospe entspringt aus dem schrägen Grund der Fruchtknotenhöhle, den wir daher als Placenta [5]) betrachten müssen, nicht in der Mitte, sondern etwas abwärts, dem vorderen Carpell mehr genähert (Fig. 31—45). Auch hier ist es wieder das Periblem, welches die Bildung des neuen Organs einleitet. Der zuerst nur schwach hervorragende Höcker nimmt bald halbkuglige Gestalt an und wird durch weiteres Längenwachsthum zu einem

[1]) Koehne, l. c. p. 8.

[2]) Siehe jedoch noch Koehne, l. c. p. 67.

[3]) Koehne, l. c. p. 8.

[4]) ibid. p. 67.

[5]) Koehne widmet der Besprechung der Placenten in unterständigen Fruchtknoten 3 Seiten (52—54) seiner Arbeit; welche Ansicht er aber eigentlich darüber hat, sagt er gar nicht ausdrücklich. Dagegen benutzt er die Gelegenheit zu einem Excurs, um die Verwachsung der Blüthenblattkreise zu beweisen.

stumpfen Kegel. Schon während dieser Vorgänge aber verhalten sich die nach dem vorderen Carpell zugekehrte Rückenseite und die nach dem hinteren gewendete Bauchseite der Samenknospe nicht gleich. Die Rückenseite zeigt nämlich nicht nur eine grössere Anzahl von Zelltheilungen durch radiale Querscheidewände, sondern namentlich auch eine bedeutend stärkere Streckung der Zellen in die Länge, so dass die durchschnittliche Länge derselben oft das Doppelte bis Dreifache von derjenigen der auf der Bauchseite gelegenen Zellen erreicht (Fig. 37 u. 38). Die Folge davon ist natürlich eine Krümmung in der Weise, dass die Rückenseite convex, die Bauchseite concav wird.

Die Zeit, welche bis zum deutlichen Sichtbarwerden der Krümmung verstreicht, ist für die einzelnen Gattungen verschieden. Während z. B. bei Echinops die Samenknospe bereits doppelt so hoch ist, als ihre durchschnittliche Breite beträgt, ehe sie sich krümmt, ist bei Anthemis austriaca schon ein stärkeres Wachsthum auf der Rückenseite bemerkbar, wenn sie kaum so hoch als breit geworden ist (Fig. 41).

Wenn die Krümmung ungefähr so weit fortgeschritten ist, dass die sich zum Knospenkern ausbildende Spitze der Samenknospe rechtwinklig von dem unteren Theil derselben, dem Funiculus, absteht — oder auch etwas früher —, tritt das Integument auf. (Fig. 36, 39, 40, 43.) Dasselbe entwickelt sich etwas hinter dem späteren Nucleus an der Basis desselben, von hier aus als ein Wulst nach beiden Seiten fortschreitend. Es wölbt sich dann weiter wachsend über den Knospenkern hinweg und drückt diesen abwärts, bis er dicht am Funiculus anliegt. Die Mikropyle wird also hier nur auf drei Seiten vom Integument, auf der vierten von der Bauchseite des Funiculus umgrenzt. Nur in seltenen Fällen (Bellis perennis, Fig. 37) ist das Integument auch auf der vierten Seite in der Anlage rudimentär vorhanden. Es macht sich dies dadurch geltend, dass sich auch auf der Funiculusseite ein oder zwei Zellen des Dermatogens unmittelbar hinter dem Nucleus schwach vorwölben, eine Erscheinung, die aber im weiteren Verlaufe der Entwicklung bald wieder verschwindet. [1])

[1]) Mir ist deshalb Fig. 12, Tafel XIV bei Cramer nicht erklärlich, die eine fast ausgebildete Samenknospe von Centaurea Jacea mit deutlichem Inte-

Wenn man nun die Entwicklung des Integuments mit Rücksicht auf die einzelnen Zellen etwas näher untersucht, so zeigt sich hier der interessante Fall, dass es nicht das Periblem, sondern das Dermatogen ist, welches den Ausgangspunkt für die Bildung desselben liefert. Gewöhnlich sind es ein oder zwei Dermatogenzellen, welche sich zuerst bedeutend nach aussen wölben und dann durch tangentiale und später auch radiale Wände theilen. Schliesslich treten auch noch Theilungen in den nächst angrenzenden, tiefer liegenden Zellen auf, deren Ursprung sich aber immer auf das Dermatogen zurückführen lässt. [1])

Untersucht man ferner, in welchem Verhältniss der Nucleus zur ganzen Samenknospe steht, so lässt sich schon aus dem oben über die Krümmung der letzteren Gesagten und aus der Betrachtung der Figuren schliessen, dass es die ursprüngliche Spitze ist, welche sich zum Nucleus ausbildet. Bereits während der Krümmung spitzt sich der Gipfel der Samenknospe allmählich zu, und zur Zeit der Anlage des Integuments sieht man deutlich in der Spitze eine Periblemzelle, die sich durch ihre Grösse vor den übrigen auszeichnet und nach aussen überall nur von einer einzigen Zellenlage umgeben ist; diese ist der spätere Embryosack (Fig. 39, 40, 43). Alle Zellenzüge des inneren Gewebes laufen darauf zu, wie man selbst noch in weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadien deutlich sieht, ein Umstand, der ebenfalls dafür spricht, dass der Nucleus einer Krümmung der Samenknospenspitze seine Entstehung verdankt. [2])

Koehne spricht sich über diesen Punkt nicht ganz entschieden aus, scheint sich aber doch der Ansicht mehr zuzuneigen, dass der Gipfel der ganzen Samenknospenanlage zum Knospenkern wird, als dass derselbe ein seitlicher Spross ist.

Strasburger [3]), der namentlich Centaurea nervosa in dieser Beziehung untersucht hat, sagt: „Also auch bei Compositen wird

---

gument auch auf der nach dem Funiculus zugekehrten Seite des Nucleus darstellt.

[1]) conf. Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen, p. 418.

[2]) Dasselbe beobachtete ich unter den Dipsaceen bei Cephalaria speciosa.

[3]) Strasburger, l. c. p. 418.

der Scheitel der Samenknospenanlage zum Nucleus und entsteht das Integument unter dessen Spitze".

In demselben Sinne spricht sich Magnus [1]) aus: „Aus dem eben Dargelegten geht mit Evidenz hervor, dass der Kern des anatropen Ovulum der Spitze der jüngsten Anlage desselben, der Spitze des Ovularhöckers entspricht". Ferner sagt er: „Die Betrachtung des Zellnetzes lässt auch bei Compositen (ich habe namentlich Bellis perennis darauf untersucht) keinen Zweifel, dass die durch ungleichmässiges Wachsthum zur Seite gedrängte Spitze des Ovularhöckers zum Kern des anatropen Ovulum wird".

Buchenau [2]) hält den Knospenkern ebenfalls für die ursprüngliche Spitze der Samenknospe.

Schenk [3]) theilt gegenwärtig gleichfalls die Ueberzeugung, dass der Nucleus der anatropen Samenknospe nicht ein seitlicher Spross, sondern die ursprüngliche Spitze derselben ist.

Cramer [4]) und Sachs [5]) dagegen sind, für die Compositen wenigstens, der Ansicht, dass der Nucleus als seitlicher Spross unter dem Scheitel des Funiculus hervorwächst. Cramer folgert dies aus seinen Untersuchungen an Centaurea Jacea, Lysimachia punctata und Anthericum Liliago. Zum Vergleich untersuchte ich dieselben Pflanzen wieder, bin aber sowohl durch die Form der ganzen Samenknospe in den verschiedenen Entwicklungsstadien, als auch besonders durch den Verlauf der Zellenzüge immer mehr zu der Ueberzeugung gelangt, dass der Knospenkern der frühere Scheitel der ganzen Samenknospenanlage ist.

Auch Warming [6]) lässt den Knospenkern durch Krümmung entstehen. Wenn er den Nucleus aber als eine Neubildung in der Weise betrachtet, dass er aus der ursprünglichen Anlage erst hervorwächst, so dürfte für eine solche Annahme kaum ein Grund vorhanden sein, da in der ganzen Entwicklung der Samenknospe von Anfang bis zu Ende durchaus keine Unterbrechung, kein Stillstand eintritt.

---

[1]) Magnus, Beiträge zur Kenntniss der Gattung Najas, p. 30 u. 31.

[2]) Bot. Zeit. 1872, p. 333.

[3]) conf. Sachs, l. c. p. 555 Anm. 1.

[4]) Cramer, l. c. p. 131.

[5]) Sachs, l. c. p. 554.

[6]) Warming, Bemerkungen über das Eichen (Bot. Zeit. 1874, p. 465 ff.)

Um nun noch etwas näher auf die Stellung und morphologische Bedeutung der Samenknospe einzugehen, so wurde schon oben erwähnt — und darin stimmen alle Beobachter überein —, dass die erste Anlage derselben nie genau im Centrum der Fruchtknotenhöhle sichtbar wird, sondern immer etwas näher an dem vorderen Carpell, auf der tiefer liegenden Hälfte der schiefen Placenta, und dass die Krümmung nach der höher gelegenen anderen Seite zu stattfindet.[1])

Untersucht man nun, in welche von den drei Kategorien in morphologischer Beziehung die Samenknospe der Compositen zu stellen ist, ob sie einer Endknospe entspricht, wie bei den Polygoneen und Piperaceen, oder ob sie ein umgewandelter Blattzipfel ist, wie z. B. bei den Ranunculaceen, oder ob sie ein metamorphosirtes ganzes Blatt darstellt, wie z. B. bei den Primulaceen, so wird man zunächst die Frage, ob sie eine Terminalknospe ist, entschieden verneinen müssen.

Schleiden[2]) hält zwar die Samenknospe der Compositen für eine unmittelbare Fortsetzung der Blüthenaxe, und auch in neuester Zeit tritt Celakovsky — von dessen Ansicht weiter unten ausführlicher die Rede sein soll — wieder für die terminale Stellung derselben ein. Man könnte für diese Ansicht geltend machen, dass die früher terminale Samenknospe erst durch ungleichmässiges Wachsthum zur Seite gedrängt worden sei, indessen wird man bei Betrachtung der Figuren 31 — 34 einen solchen Gedanken bald aufgeben.

Celakovsky[3]) folgert die terminale Stellung der Samenknospe der Compositen besonders aus dem Umstand, dass sie immer den ganzen Grund der Fruchtknotenhöhle einnimmt und keinen Vegetationskegel neben sich erkennen lässt. Durchwachsungen der Blüthe, welche andere Beobachter als eine Hauptstütze für die seitliche Stellung der Samenknospe betrachten, beweisen nach Celakovsky[4]) nichts weiter, „als dass ein wirklich terminales Eichen bei der Durchwachsung wirklich lateral werden kann".

[1]) Auch in dieser Beziehung scheint mir Fig. 12, Tafel XIV bei Cramer zweifelhaft.

[2]) Schleiden, l. c. p. 500.

[3]) Celakovsky, Ueber die morphologische Bedeutung der Samenknospen (Flora 1874, No. 8 ff).

[4]) l. c. p. 204.

Dagegen sagt er weiter auf Seite 229: „Auch das terminale Eichen der Compositen ist eigentlich zu einem der beiden Carpelle achselständig, und zwar zu demjenigen, von dem es sich bei der Krümmung abwendet, wie die Achsendurchwachsungen Cramer's darthun."

In Bezug auf die morphologische Bedeutung lässt sich Celakovsky von der gänzlich unrichtigen Grundidee leiten, dass die gleichen physiologischen Zwecken dienenden Samenknospen auch von gleichem morphologischen Character seien, und gelangt infolge dessen zu dem Resultat [1]): „ Die behüllten Eichen sind immer und überall metamorphosirte Blattsprossungen oder Blattfiedern der Carpelle, entweder des Blattkörpers selbst (sogenannte blattbürtige Eichen) oder der Blattsohle (sogenannte axenbürtige Eichen). Selbstständige Ovularblätter giebt es nicht". In diesen drei angeführten Stellen sind aber offenbare Widersprüche enthalten; denn wie eine terminale Samenknospe zugleich in der Achsel eines Carpells als Spross dieses Carpells stehen kann, dürfte entschieden schwer zu begreifen sein.

Die Compositen haben Celakovsky auch offenbar Schwierigkeiten bereitet, wie aus dem Worte „eigentlich" in der oben citirten Stelle hervorgeht, und nur seiner vorgefassten Meinung zu Liebe zwingt er sie in sein System hinein.

Hiermit ist zugleich der zweite Fall dahin erledigt, dass man es ebenso verwerfen muss, die Samenknospe als einen Blattzipfel zu betrachten, und es bleibt also nur noch übrig, sie für ein ganzes Blatt zu halten, denn für eine etwaige andere Annahme ist, wie schon Koehne [2]) hervorhebt, nicht der geringste Grund vorhanden.

Für die Blattnatur der Samenknospe der Compositen spricht ausser ihrer seitlichen Stellung ferner der Umstand, dass der Scheitel der Axe neben derselben häufig weiter wächst und sich in der verschiedensten Weise ausbilden kann, wie dies namentlich Cramer [3]), Koehne [4]) und Andre beobachtet haben. Der letztere Umstand war es hauptsächlich, welcher Cramer veranlasste, die Samenknospe der Compositen für ein ganzes metamorphosirtes Blatt zu erklären,

[1]) l. c. p. 230.
[2]) Koehne, l. c. p. 65.
[3]) Cramer, l. c. p. 49—62.
[4]) Koehne, l. c. p. 35—42.

eine Ansicht, der sich auch Buchenau [1]) und Sachs vollständig anschliessen.

Diese Cramer'sche Ansicht benutzt Koehne [2]), um mit deren Hülfe die Schiefheit der Fruchtknotenhöhle (jedenfalls glücklicher, als auf Seite 8 seiner Abhandlung) zu erklären, indem er sagt: „Das erste Fruchtblatt würde nämlich unterhalb der Spitze des etwas gewölbten Endes der Blüthenaxe inserirt sein und deshalb einen spitzen Winkel mit der Axe bilden; das zweite Carpell aber würde ganz an der Spitze der Axe stehen; nachher wächst dann das Ovulum aus dem freien, schräg liegenden Stück des Axenendes in gleicher Höhe mit dem zweiten Fruchtblatt hervor". Dass diese Erklärung nicht haltbar ist, geht, wie schon oben erwähnt, daraus hervor, dass beide Carpelle gleichzeitig und in gleicher Höhe entstehen und dass die Schiefheit der Fruchtknotenhöhle erst einige Zeit später sichtbar wird.

10. Der Pappus.

Der Pappus, dies interessante Gebilde der Compositen und ihrer Verwandten, zeigt im fertigen Zustande die verschiedensten äusseren Formen. Den einen extremen Fall bilden einige Gattungen, welche überhaupt an Stelle des Pappus einen deutlichen, fünfgliedrigen, grünen Kelch besitzen. Aus diesem Grunde trennte De Candolle [3]) diese wenigen Gattungen überhaupt als selbstständige Gruppe unter dem Namen Calycereae von den Compositen ab. [4])

Am häufigsten zeigt der Pappus die Form von Schuppen, Borsten und Haaren und nicht selten fehlt er ganz. Zu diesem Formenwechsel kommt dann noch eine eben so grosse Unbeständigkeit in den Zahlenverhältnissen der Theile des Pappus. Sogar in derselben Gattung und in einzelnen Fällen bei Blüthen desselben Köpfchens ist der Pappus bald vorhanden, bald nicht. [5])

---

[1]) Buchenau, Kleinere Beiträge zur Naturgeschichte der Juncaceen. (Abhandl. des naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen. 1870, II. p. 382).

[2]) Koehne, l. c. p. 67.

[3]) De Candolle, Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis V, p. 2.

[4]) conf. Endlicher, Genera plantarum, I. p. 503.

[5]) Schleiden, l. c. p. 9.

Bei einem derartigen mannigfaltigen Wechsel der äusseren Formen ist es ganz natürlich, dass auch die Entwicklung der verschiedenen Pappusformen keine einheitliche ist. Nur ganz allgemein herrscht in Bezug auf Ort und Zeit der Entstehung insofern Uebereinstimmung, als der Pappus ausserhalb der Corolle, etwas tiefer als diese, sich bildet, und als die Anlage, wie bereits oben gesagt, niemals vor jener der Corolle, sondern immer später erfolgt. Die Angabe Koehne's [1]), dass er bei Helianthus annuus gleichzeitig mit der Corolle angelegt wird, muss ich nach eignen Beobachtungen in Abrede stellen. Ferner haben alle Pappusformen noch das gemeinsam, dass sie nicht direct aus der Axe entspringen, sondern dass sich zuerst an dem oberen Theile des Fruchtknotens ein Ringwulst und zwar aus dem Periblem bildet. Erst aus diesem Wulste sprossen dann die Pappusstrahlen hervor, bei denen man trotz aller Mannigfaltigkeit doch in Bezug auf die Entwicklung 2 Typen unterscheiden kann. Die eine Reihe geht aus dem Dermatogen hervor und diese Formen sind also reine Trichome; eine andere Reihe dagegen entspringt aus dem Periblem und die dahin gehörigen Formen würden als Emergenzen [2]) zu betrachten sein.

Schon vorher, ehe der Ringwulst, aus dem sich später die einzelnen Pappustheile entwickeln, äusserlich hervorragt, macht sich der Ort, wo er entsteht, dadurch bemerklich, dass in den daselbst gelegenen Zellen ein reichliches, dicht körniges, dunkles Protoplasma auftritt.

In dem Falle nun, in welchem der Pappus eine Emergenz im Sachs'schen Sinne dieses Wortes ist und er sich also zu Schuppen oder Borsten ausbildet, ist es eine, oder auch mehrere, Periblemzellen, die sich sehr vergrössernd und durch tangentiale Wände theilend den Ausgangspunkt für die Entwicklung desselben liefern (Fig. 46—48). In dem Dermatogen, das sich durch den Druck der wachsenden Periblemzellen nach aussen vorwölbt, treten einige radiale Theilungen ein, während im Periblem noch lebhafte tangentiale Theilungen stattfinden. Gleichzeitig mit diesen Vorgängen scheint sich jedes Glied des Pappus, da im unteren Theile der jungen Anlage eine stärkere Streckung der Zellen stattfindet, sich nach oben

[1]) Koehne, l. c. p. 10.
[2]) Sachs, l. c. p. 164.

krümmend, um den Punkt zu drehen, welcher später den Scheitel des spitzen Winkels bildet, unter dem der Pappus auf die Axe stösst. Im weiteren Verlauf der Entwicklung werden die Zelltheilungen von der Spitze nach der Basis fortschreitend immer weniger zahlreich [1]) und an ihre Stelle tritt, um die Ausbildung des Pappus zu vollenden, eine bedeutende Streckung der Zellen in die Länge, wobei zugleich die Randzellen an ihrem oberen Ende gewöhnlich zu längeren oder kürzeren Zähnen auswachsen (Fig. 51—53).

Einige andre Pappusformen aber nehmen, wie oben erwähnt, ihren Ursprung aus dem Dermatogen des Ringwulstes. Ob der betreffende Pappusstrahl dann mit einer Scheitelzelle weiter wächst, wie Lund [2]) für Senecio vulgaris angiebt, und was bei dieser Pflanze auch wirklich der Fall zu sein scheint, oder nicht, wie Warming [3]) behauptet, ist hier vorläufig völlig gleichgültig.

Ueber die morphologische Bedeutung des Pappus ist schon vielfach gestritten worden, und auch gegenwärtig herrschen noch Differenzen darüber.

Duchartre [4]), welcher schon auf die verhältnissmässig späte Entstehungszeit des Pappus hinwies, glaubte je nach Stellung und Entwicklung desselben 2 Arten unterscheiden zu müssen, nämlich: „l'une calicinale, l'autre bractéale". Indess haben schon Buchenau und Koehne nachgewiesen, dass er durch einen Beobachtungsfehler dazu verleitet wurde.

Schleiden [5]) zählt den Pappus geradezu unter den verschiedenen Formen des Kelches mit auf.

Hofmeister [6]) hält den Pappus ebenfalls für einen aus wirklichen Blattgebilden bestehenden Kelch. Den namentlich von Buchenau dagegen erhobenen Einwand der späten Entstehungszeit weist er damit zurück, dass auch sonst im Pflanzenreiche sich Fälle finden, wo neue Blattwirtel unterhalb schon vorhandener, höher stehender auftreten.

[1]) conf. Lund, Observations sur le calice des Composées. Copenhague 1874. p. 6.

[2]) Lund, l. c. p. 19 ff.

[3]) Warming, Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé.

[4]) Duchartre, l. c. p. 232.

[5]) Schleiden, l. c. p. 457.

[6]) Hofmeister, l. c. p. 468.

Buchenau [1]) welcher früher den Compositen gar keinen Kelch zuschrieb und den Pappus nur als ein accessorisches Organ betrachtete, ist gegenwärtig gleichfalls davon zurückgekommen und neigt sich, ebenso wie Koehne [2]), jetzt der Ansicht zu, wonach der Pappus Anhangsgebilde eines rudimentären oder gänzlich unterdrückten Kelches ist. [3])

Sachs bezeichnet den Pappus als Anhängsel des Pericarps und sagt, dass er eigentlich den oberständigen Kelch vertrete.

Ein ziemlich heftiger Streit über diesen Gegenstand wird noch jetzt zwischen Lund [4]) und Warming [5]) geführt. Während nämlich Letzterer zu dem einfachen Resultat gelangt, dass der Pappus nur eine Vereinigung von Trichomen ist [6]), sucht Ersterer mit allen Mitteln die Kelchnatur desselben zu beweisen, indem er sich namentlich auf die Analogieen stützt, welche zwischen Pappus und einem wirklichen Kelch in Bezug auf Stellung und Entwicklung vorhanden sind. In seiner ersten Schrift führt Lund zunächst einen negativen Grund zu Gunsten der Blattnatur des Pappus an. Weil er nämlich in den Pappusstrahlen einiger Gattungen schwach entwickelte Gefässbündel fand und weil er an dem Satze festhielt, dass Trichome niemals Gefässbündel enthalten, so schloss er daraus, dass man die Pappusstrahlen nicht für Trichome ansehen dürfe. Dagegen führt Warming [7]) folgende Worte von Weiss an: „Dass bei sehr zusammengesetzten Köpfchenhaaren Spiralgefässe den Stiel durchziehen, ist bereits von Sprengel entdeckt worden".

Ferner führt Lund zu Gunsten seiner Ansicht die Thatsache

---

[1]) Verhandl. d. Senkenb. Ges., p. 125 f.

[2]) Koehne, l. c. p. 54—61.

[3]) Bot. Zeit. 1872, p. 316.

[4]) Lund, Le calice des Composées, essai sur l'unité du développement dans la règne végétal. (Journal de Botanique, publié par la Société de Botanique de Copenhague 1872, p. 121—260).

Lund, Observations sur le calice des Composées. Copenhague 1874.

[5]) Warming, Sur la différence entre les trichomes et les épiblastèmes d'un ordre plus élevé. (Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening 1872, résumé français p. 16—27.)

[6]) Mit den beobachteten Thatsachen steht dies an sich nicht im Widerspruch, da Warming unter die Trichome nicht nur die reinen Dermatogenbildungen, sondern auch die Emergenzen rechnet.

[7]) Warming, l. c. p. 9.

an, dass der Pappus an dem Orte des Kelches steht. Wenn Warming dagegen einwendet: „Cela ne veut rien dire du tout, au moment où l'on s'accorde généralement à reconnaître que les rayons d'aigrette n'ont pas de rapports de position déterminés; qu'ils ne se disposent pas d'une manière déterminée par rapport à la corolle et réciproquement, qu'il n'y a pas de trace de phyllotaxie dans leur disposition", so widerlegt er, glaube ich, Lund nicht vollständig; denn Letzterer meint an dieser Stelle jedenfalls nur, dass im Allgemeinen an dem Platz ausserhalb der Corolle, wo man eigentlich einen Kelch erwarten sollte, allein der Pappus zu finden ist.

Den Hauptbeweis für die Blattnatur des Pappus findet Lund in der Structur und Entwicklung desselben, obwohl gerade darin, wie er selbst zugiebt, bedeutende Unterschiede herrschen. Da nämlich die extremen Formen des Pappus durch ganz allmähliche Uebergänge mit einander verknüpft sind, so dürfe man, sagt er, wenn für eine Form der Beweis dafür geliefert sei, dass man sie als Phyllom auffassen müsse, dieses Resultat sofort auf alle Formen übertragen. Diesen Beweis von Lund konnte selbst Warming nicht widerlegen.

Wenn Lund aber weiter versucht, die Zahl und die Stellungsverhältnisse der Pappusstrahlen mit der Annahme eines Kelches in Einklang zu bringen, so hat er zwar Recht, dass dies bei einigen Gattungen möglich ist; im Allgemeinen aber sind doch gerade diese Verhältnisse so unregelmässig und schwankend, dass sie sich, wie Warming mit Recht entgegnet, weit besser mit der Annahme vereinigen lassen, die Pappusstrahlen für Trichome zu halten.

Die späte Zeit der Entstehung, welche Lund auch hervorhebt, spricht ebenfalls eher gegen, als für seine Ansicht.

Ebensowenig lässt sich der von Lund zur Unterstützung seiner Auffassung beigebrachte Grund halten, dass der Pappus eine wesentliche Function hat; denn auch Trichome haben zuweilen sehr wesentliche Functionen (z. B. Sporangien der Farne).

Dagegen ist der letzte Grund, den Lund zu Gunsten der Kelchnatur des Pappus anführt, nämlich die Missbildungen, weit stichhaltiger. Solche Missbildungen beobachtete auch Treub [1]) bei Hiera-

[1]) M. Treub, Notice sur l'aigrette des Composées, à propos d'une monstruosité de l'Hieracium umbellatum L. (Flora 1874, No. 4.)

cium umbellatum, wo derselbe an Stelle des Pappus einen fünfblättrigen, grünen, von Gefässsträngen durchzogenen Kelch fand.

Warming also hält die Glieder des Pappus für Trichome und zwar „weil ihre Vertheilung sehr unbestimmt und ohne alle Ordnung ist, weil sie erst spät entstehen und unter älteren Epiblastemen, weil sie eine Function haben, welche den Trichomen in der Regel zukommt und weil sie eine verhältnissmässig niedrige innere Entwicklung haben". Warming selbst giebt aber zu, dass sich gegen jeden der von ihm angeführten Gründe Einwendungen machen lassen.

Für den wirklichen Kelch der Compositen hält Warming den Wulst, der sich bei den meisten Gattungen unterhalb der Corolle bildet. Dieser Wulst geht, wie er angiebt und wie schon p. 170 erwähnt wurde, aus der ersten Periblemreihe hervor.

Man sieht also, dass sich ziemlich viele Gründe sowohl für als gegen die Kelchnatur des Pappus anführen lassen, und dass sogar dieselben Thatsachen, nämlich die Zeit, Entstehung und die Function des Pappus von der einen Seite als Beweis dafür, von der andern als Beweis dagegen beigebracht werden, den Pappus als Kelch zu betrachten.

Fassen wir nun alle Momente kurz zusammen, die einestheils für, anderntheils gegen die Kelchnatur des Pappus sprechen, so sind es folgende:

Für die Kelchnatur sprechen:

1) Die Stellung des Pappus ausserhalb der Blumenkrone auf dem oberen Rande des Fruchtknotens an dem Orte, wo man bei unterständigen Fruchtknoten eigentlich den Kelch erwarten muss.

2) Die Structur und Entwicklung insofern, als alle möglichen Uebergänge vorhanden sind von rein calicinischen, grünen, regelmässig 5gliedrigen Formen, deren Theile mit den Corollenzipfeln alterniren, bis zu den einfachsten, regellos stehenden Haaren und bis zum gänzlichen Fehlen. Nimmt man nun für die vollkommneren Formen die Kelchnatur in Anspruch, so wird man dies überhaupt für alle thun müssen, da sich bei so allmählichen Uebergängen schwer eine Grenze ziehen lässt, welche die echten Kelche von accessorischen Organen scharf trennt.

3) Die Missbildungen und namentlich die Vergrünungen, welche

theils eine unbestimmte Anzahl, theils aber auch regelmässig fünf grüne Blättchen an Stelle des Pappus setzen.

4) Die analogen Gebilde bei anderen, mit den Compositen nahe verwandten Familien (Dipsaceen, Valerianeen, Rubiaceen).

Gegen die Kelchnatur des Pappus sprechen:

1) Die späte Zeit der Entstehung; denn dass auch bei anderen Pflanzen tiefer an der Axe stehende Blattwirtel sich später bilden können, als höher stehende, ist an sich noch kein Beweis für die Kelchnatur des Pappus, sondern gestattet nur die Möglichkeit einer solchen Annahme.

2) Die Schwierigkeit und in den meisten Fällen die Unmöglichkeit, die einzelnen Theile des Pappus auf die geforderte Fünfzahl zurückzuführen.

3) Das gänzliche Fehlen des Pappus nicht nur bei einzelnen Gattungen und Arten, sondern oft bei Blüthen desselben Köpfchens, deren andre einen ganz normalen Pappus tragen.

Bei einer derartigen Sachlage könnte es wirklich schwer erscheinen, sich definitiv für das Eine oder das Andre zu entscheiden. Die Beantwortung der Frage wird wesentlich von zwei Punkten abhängen; erstens nämlich davon, wie man den Begriff Kelch definirt, und dann, auf welche Merkmale man das grösste Gewicht legt. Es wird daher immer mehr oder weniger der individuellen Anschauung überlassen bleiben müssen, den Pappus für einen Kelch zu halten, oder nicht. Ueberhaupt ist der ganze Streit um die Natur des Pappus zum grossen Theil ein reines Wortgefecht, wobei an der Sache selbst nicht das Geringste geändert wird. Wägt man aber die oben angeführten Momente gegen einander ab, so dürfte doch wohl die Ansicht, dass der Pappus ein rudimentärer Kelch ist, noch die meiste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

Man scheut sich ja auch in anderen Fällen nicht, rudimentäre Gebilde geradezu mit dem Namen des an der betreffenden Stelle ursprünglich vorhandenen Organs zu bezeichnen. Am einfachsten dürfte es daher sein, den Begriff des Kelches dahin zu erweitern dass derselbe den Pappus und ähnliche Bildungen mit umfasst: der ganze Pappusstreit würde damit von selbst fallen.

Schluss.

Die Resultate, welche sich aus dem bisher Gesagten ergeben, sind, um sie hier nochmals zusammenzustellen, kurz folgende:

1) Die erste Anlage der einzelnen Blüthen der Compositen an der Axe geht vom Periblem aus.

2) Der bei jeder Blüthe durch Verlangsamung des Scheitelwachsthums zuerst auftretende ringförmige Wulst ist Axenorgan; er nimmt seinen Ursprung ebenfalls aus dem Periblem.

3) Alle Blattorgane der Blüthe (Corolle, Stamina, Carpelle und Samenknospe) entstehen aus dem Periblem.

4) Die fünf freien Corollenzipfel und die Kronenröhre entstehen gleichzeitig, entwickeln sich aber ungleich schnell.

5) Der Discus ist nicht Product der Axe, sondern nur eine Anschwellung der Griffelbasis; er geht aus dem Periblem hervor; auf seinem oberen Rande befindet sich häufig ein Kreis von Spaltöffnungen.

6) Der unterständige Fruchtknoten entsteht nicht durch Verwachsung der Blüthenblattkreise, sondern durch intercalares Wachsthum der hohl gewordenen Blüthenaxe.

7) Die Samenknospe ist ein Blattorgan; sie bildet sich seitlich in der Fruchtknotenhöhle in der Nähe des vorderen Carpellblattes.

8) Der Nucleus ist die ursprüngliche Spitze der Samenknospe; seine seitliche Stellung wird erst durch Krümmung der letzteren hervorgebracht.

9) Das halbseitige Integument entspringt aus dem Dermatogen.

10) In der Entwicklung des Pappus kann man zwei Haupttypen unterscheiden; der eine Typus entwickelt sich aus dem Dermatogen (Trichome), der andre aus dem Periblem (Emergenzen).

Erklärung der Tafeln IX und X.

Fig. 1. Schematischer Grundriss des Blüthenstandes von Broteroa trinervata. Die Zahlen bezeichnen die zeitliche Reihenfolge der Entwicklung.

Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch denselben Blüthenstand in der Richtung A B, Fig. 1. Die Seiten C und D verhalten sich im Längsschnitt wie B.

Fig. 3 u. 4. Broteroa trinervata. Junge Entwicklungsstadien eines Blüthensprosses. A Axe, B Blatt.

Fig. 5. Bellis perennis. Längsschnitt durch ein junges Blüthenköpfchen, das erste Auftreten der einzelnen Blüthen zeigend.

Fig. 6 u. 7. Telekia speciosa. Längsschnitt durch eine junge Blüthe mit der Anlage der Bracteen.

Fig. 8. Anthemis austriaca. Junge Blüthe mit der Anlage der Bractee.

Fig. 9. Anthemis austriaca. Längsschnitt durch eine junge Blüthe, die Entwicklung der Corolle zeigend.

Fig. 10—12. Doronicum macrophyllum. Entwicklung der Blüthe bis zur Anlage der Staubblätter.

Fig. 13—15. Broteroa trinervata. Entwicklung der weiblichen Blüthe bis zur Anlage des Griffels.

Fig. 16a u. 16b. Broteroa trinervata. Junge Entwicklungsstadien einer Zwitterblüthe.

Fig. 17. Bellis perennis. Längsschnitt durch eine junge Blüthe mit der Anlage eines Staubblattes.

Fig. 18. Broteroa trinervata. Theil eines Längschnittes durch eine weibliche Blüthe mit einem rudimentären Staubgefäss.

Fig. 19. Bellis perennis. Längsschnitt durch eine Randblüthe mit rudimentären Staubblättern.

Fig. 20. Doronicum macrophyllum. Längsschnitt durch einen Theil der Blüthe mit der Anlage des Griffels.

Fig. 21. Leucheria senecioides. Längsschnitt durch eine Blüthe mit der Griffelanlage.

Fig. 22—24. Echinops sphaerocephalus. Entwicklungsstadien des Discus. sp Spaltöffnung.

Fig. 25—27. Broteroa trinervata. Entwicklung des Discus.

Fig. 28. Doronicum macrophyllum. Junges Entwicklungsstadium des Discus.

Fig. 29. Taraxacum officinale. Längsschnitt durch den Fruchtknoten mit der Samenknospe.

Fig. 30. Bellis perennis. Längsschnitt durch den Fruchtknoten.

Fig. 31 u. 32. Broteroa trinervata. Junge Entwicklungsstufen der Samenknospe.

Fig. 33—37. Bellis perennis. Entwicklung der Samenknospe bis zur Bildung des Integuments.

Fig. 38–40. Doronicum macrophyllum. Entwicklungsstadien der Samenknospe.
Fig. 41—43. Anthemis austriaca. Entwicklung der Samenknospe bis zum Auftreten des Integuments.
Fig. 44 u. 45. Taraxacum officinale. Junge Samenknospen im Längsschnitt.
Fig. 46 u. 47. Telekia speciosa. Junge Entwicklungsstadien des Pappus.
Fig. 48. Doronicum macrophyllum. Anlage des Pappus.
Fig. 49—53. Leucheria senecioides. Entwicklung des Pappus. 49—51 im radialen Längsschnitt, 52 u. 53 von der Fläche gesehen.

Anm. 1. Die Abkürzungen auf den Tafeln haben folgende Bedeutungen: c Corolle, st Staubblatt, gr Griffel, d Discus, s Samenknospe, i Integument, n Nucleus, es Embryosack, p Pappus, br Bractee.

Anm. 2. Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme von 1 u. 2, wurden mit Hülfe eines Zeiss'schen Prisma gezeichnet, nachdem die Präparate zuvor mit Kali und Essigsäure behandelt worden waren.

VI.

Ueber die Blüthenentwicklung der Cupheen.

Von

Dr. D. P. Barcianu.

Hierzu Tafel XI.

Abweichend von dem sonst bei den Phanerogamen gewöhnlichen Vorkommen, nach welchem die Blüthen in den Achseln von mehr oder weniger entwickelten Blättern auftreten, erscheinen dieselben bei den Cupheen in der einen Lücke zwischen den opponirten Laubblättern des Stengels, ohne dass ein solches Tragblatt unmittelbar aus der blossen Betrachtung der fertigen Form sich ergäbe. Durch diese Erscheinung gewinnt diese Gattung ein besonderes Interesse, da aus derselben auf eine ungewöhnliche Ausbildung der Verzweigung geschlossen werden muss. Trotzdem ist jedoch in früherer Zeit auf Grund eingehenderer Untersuchungen eine Erklärung dieser Eigenthümlichkeit nicht versucht worden, sondern es wurde blos gelegentlich der einfachen Thatsache Erwähnung gethan. Erst in neuerer Zeit wurde durch Payer und dann später durch E. Koehne diese Gattung zum Gegenstand spezieller Untersuchungen mit Bezug auf Verzweigungen und Blüthenentwicklung gemacht.

Der erstere behandelt in seinem vortrefflichen Werke über Blüthenentwicklung auch die Familie der Lythrarieen [1]) und widmet namentlich der Gattung Cuphea beinahe die Hälfte des Textes über die ganze Familie. Er äussert sich an betreffender Stelle folgendermassen über die Verhältnisse bei Cuphea viscosissima: „La tige, après

[1]) Organogénie de la fleur. pag. 477. pl. XCV.

avoir produit plusieurs feuilles opposées, se termine par une fleur, et comme à l'aiselle des deux dernières feuilles opposées il se produit deux rameaux, si ces deux rameaux se développaient également, il résulterait une vraie dichotomie, au centre de laquelle serait la fleur et la fleur serait dite dans la dichotomie „flos in dichotomiâ." Mais de ces deux rameaux l'une se developpe beaucoup plus que l'autre, dispute à la fleur la direction verticale et la force à se placer sur le côté, en sorte qu'à un certain âge il semble que ce rameaux usurpateur est la continuation de la tige principale, et que la fleur qui en est véritablement la terminaison, est née sur le côté entre les deux feuilles opposées." Es ist demnach dieser Ansicht zufolge die Blüthe das Ende der Hauptaxe, beziehentlich das Ende jener Nebenaxe, welche an Stelle der Hauptaxe tritt, niemals aber eine seitliche Auszweigung der letzteren. In ihre eigenthümliche Stellung wird die Blüthe durch die sehr starke Entwicklung der einen der beiden zugleich entstehenden Seitenaxen gebracht.

Von dieser wesentlich verschieden ist die Ansicht Koehne's, der in seiner Arbeit „Bemerkungen über die Gattung Cuphea" [1]) gleichfalls diesen Gegenstand behandelt. Auf die Betrachtung mehr der fertigen Form gestützt, da er von dem entwicklungsgeschichtlichen Studium eine Lösung der Frage nicht erwarten zu können glaubt, gelangt er zu dem Schlusse, dass die Blüthe der Cupheen ein seitlicher Spross an der Axe sei und nur dadurch in die eigenthümliche Stellung in der Lücke zwischen den zwei opponirten Laubblättern jedes Internodiums gelange, dass ihr Stiel schon sehr frühzeitig um die Länge eines ganzen Internodiums der Hauptaxe anwachse. — Nach dieser Auffassung ist also die Blüthe der Achselspross jenes Blattes, welches sich in entsprechender Stellung am nächstunteren Stengelknoten befindet. —

Wie aus dem eben Angeführten sich ergiebt, stehen die Ansichten beider Forscher als unvermittelte Gegensätze einander gegenüber, und da ausserdem aus der Koehne'schen Art und Weise der Untersuchung nicht nothwendiger Weise das von ihm angeführte Resultat sich ergiebt, so dürfte eine erneute Untersuchung dieser Frage als erwünschter Beitrag zur Kenntniss dieser Gattung erscheinen.

Ich habe dieselbe im Sommer dieses Jahres durchgeführt,

[1]) Bot. Zeitung 1873. No. 7—9.

indem ich hierbei den von Payer verfolgten Weg des entwicklungsgeschichtlichen Studiums betrat, weil ich, trotz der gegentheiligen Behauptung Koehne's, viel eher und sicherer zum Ziele zu gelangen hoffte, als es durch blosse Betrachtung der fertigen Form allein geschehen kann. Die nachfolgenden Erläuterungen und die beigegebenen Figuren werden dies noch mehr bekräftigen.

Von den Arten dieser Gattung habe ich, da mir nicht mehr Zeit zu Gebote stand, nur Cuphea viscosissima näher untersuchen können. Es ist jedoch wohl anzunehmen, dass die andern Arten in wesentlichen Punkten von dieser sich nicht abweichend verhalten werden.

Wie bekannt besitzt Cuphea viscosissima wie ihre nächstverwandten Arten gegenständige und kreuzständige Blätter, in deren Achseln Seitenzweige auftreten, welche Anfangs im Wachsthum gleichen Schritt mit einander halten und, ebenso wie die Hauptaxe sie selbst, Seitenaxen zweiter Ordnung aus sich hervorgehen lassen. Die Gleichmässigkeit in der Ausbildung der Seitenzweige, sowohl erster, wie zweiter und höherer Ordnung, hält jedoch in den aufeinander folgenden Stengelknoten nicht bis an die äusserste Spitze der Pflanze an, sondern tritt uns nur an den untersten Stengelgliedern entgegen. Gewöhnlich bemerken wir an der entwickelten Pflanze schon vom zweiten oder dritten Stengelknoten an, und zwar sowohl an der Haupt- als auch an den Seitenaxen, einen Unterschied in der Länge der opponirten Zweige. Anfangs ganz unbedeutend, wird dieser Unterschied in den aufeinander folgenden Knoten immer grösser, so dass wir, je höher wir an der Pflanze hinaufrücken, den einen der Seitenzweige immer kleiner werden sehen, bis endlich dem freien Auge nichts mehr bemerkbar wird, was auf einen solchen Zweig schliessen liesse. Er ist in den höheren Stengelknoten scheinbar ganz ausgefallen, und zwar ist es, wenn wir uns in einer Spirale um den Stengel herumbewegen, immer der rechte Zweig, welcher diese geringere Ausbildung zeigt, so dass die normal entwickelten Zweige in einer Spirale mit der Divergenz $\frac{1}{4}$ um die Axe angeordnet erscheinen. In Folge dieser Nichtentwicklung des einen der beiden Zweige erhalten wir, wie leicht ersichtlich, Stengelknoten, an denen ausser der Hauptaxe und der einen entwickelten Nebenaxe scheinbar keine weitere, dem andern Blatte zugehörige Seitenaxe bemerkbar wird. Wenn wir nun

aber den nächstoberen Stengelknoten betrachten, so tritt über dem Blatte jenes Knotens, welcher die Rückbildung des einen Zweiges am deutlichsten zeigt, die Blüthe auf, und zwar in der einen Lücke zwischen den Blättern des oberen Internodiums, scheinbar als seitliche Sprossung aus dem Stengel. Da nun das eine Blatt, wie vorhin gesagt wurde, scheinbar kein Achselprodukt besitzt, über demselben im nächsthöheren Stengelknoten aber die Blüthe, ohne ein Tragblatt zu haben, steht, so liegt es nahe: diese Blüthe für das Achselprodukt jenes Blattes zu halten. Dies ist es, was Koehne gethan hat. Ob mit Recht, wird aus dem Nachfolgenden sich ergeben.

Es ist oben des allmähligen Verkümmerns des einen Zweiges in den aufeinander folgenden Stengelknoten, sowie des scheinbar vollkommenen Ausfallens desselben Erwähnung geschehen. Ich muss an dieser Stelle nochmals das blos scheinbare Fehlen betonen, denn in der That kann ein solches gänzliches Fehlschlagen nur so lange angenommen werden, als man sich mit der Betrachtung mit dem blossen Auge begnügt; sobald man jedoch das Mikroskop zu Hülfe nimmt, überzeugt man sich, dass dem nicht so ist. Auf Längsschnitten durch ganz junge Blüthenstände bemerken wir nämlich immer in den Achseln beider Blätter die Anlage der beiden Seitenaxen. Während aber die eine derselben (S, links in Fig. 1 u. 2) schon der ersten Anlage nach sehr kräftig sich erweist, erscheint die andere (S', rechts) nur erst durch einige wenige Zelltheilungen angedeutet. Je älter nun beide Axen werden, desto auffallender wird, wie aus Fig. 2 hervorgeht, der Unterschied in der Ausbildung und Grösse derselben. Die eine tritt immer mehr hinter der andern zurück, ohne jedoch gänzlich aus der Blattachsel zu verschwinden. Und mögen wir das erste, oder irgend ein anderes, älteres, unterhalb der Vegetationsspitze befindliches Stengelglied betrachten, an dem die Blüthenanlagen schon deutlich sind, immer werden wir in der Achsel jenes Blattes, welches nach Koehne die Blüthe zum Achselspross haben soll, das Rudiment einer vegetativen Seitenaxe vorfinden. Auch ergiebt sich aus der Vergleichung der einzelnen aufeinander folgenden Entwicklungsstadien, sowie aus der Betrachtung von Querschnitten, — wovon weiter unten noch die Rede sein wird — dass die Blüthe nicht der Achselspross jenes Blattes ist, sondern dass die besprochene rudimentäre Seitenaxe als solche angesehen werden muss. Mit diesem Hinwegfallen der Blüthe als Sei-

tenaxe aber muss nothwendigerweise auch die Koehne'sche Annahme einer Anwachsung derselben um die Länge eines ganzen Internodiums ihre Geltung verlieren, und wir werden daher nach einer andern Erklärungsweise uns umsehen müssen.

Die Payer'sche Ansicht, wonach die Hauptaxe selbst zur Blüthe würde, aber nur durch die starke Entwicklung des einen Seitensprosses auf die Seite gedrängt erschiene, wäre nun wohl die am nächsten liegende. Aus dem fertigen Zustande liesse sich auch wohl nichts dieser Deutung Widersprechendes vorbringen, und doch ist auch sie, wenn wir die jüngsten Entwicklungszustände zu Rathe ziehen, nicht in allen Punkten zutreffend.

Wenn wir nämlich einen Längsschnitt durch eine junge Axe betrachten, an welcher die zur Blüthe werdenden Sprosse unterschieden werden können, so müssten, wenn Payer's Angaben richtig sind, ausser der Hauptaxe, die zur Blüthe wird, nur noch zwei opponirte Zweige an demselben Knoten erscheinen. Im ausgebildeten Zustande erscheint dies wirklich auch so. Die Blüthe kann dann als Ende der Hauptaxe angesehen werden, welche vorher noch unterhalb ihrer Spitze zwei Seitenaxen erzeugt hat, von denen die eine, sich sehr stark entwickelnd, die Hauptaxe und die andere Seitenaxe zur Seite drängt und so als Fortsetzung der eigentlichen Hauptaxe erscheint. Die zur Seite gedrängte andere Nebenaxe entwickelt sich nach Payer auch weiter, wenn auch nicht so stark, wie die andere, welche an Stelle der Hauptaxe im nächstoberen Internodium steht. Auch diese schwächere Nebenaxe verhält sich, wie aus seinen Angaben zu folgern ist, im Uebrigen wie die stark entwickelte, ihr entsprechende aus der Achsel des andern Blattes. — In der That aber ist dem nicht so: denn wenn wir jeden Stengelknoten näher untersuchen, so finden wir in der Achsel j e n e s Blattes, welches die an Stelle der Hauptaxe im nächstoberen Internodium tretende Seitenaxe zum Achselspross haben soll, immer das Rudiment eines andern Zweiges vor, so dass wir an jedem Stengelknoten statt dreier nun vier Stengeltheile haben, nämlich: 1) das Ende der Hauptaxe, als Blüthe, 2) eine stark entwickelte Seitenaxe, die als Fortsetzung der Hauptaxe des untern Internodiums erscheint, 3) eine etwas schwächer erscheinende Seitenaxe, die der vorigen, der Anlage nach, nicht gleichwerthig ist, und endlich 4) jenes Rudiment von einem Zweige, wel-

ches in der Achsel des Blattes steht, welches die unter 2) angeführte Nebenaxe zum Achselprodukt haben soll.

Welches ist nun der wirkliche Achselspross jenes Blattes? Ist es die stark entwickelte Nebenaxe, oder jenes nur mikroskopisch erkennbare Rudiment? Oder beide zusammen? Und wie kommt dann die Blüthe in ihre eigenthümliche Stellung? Auf diese Fragen kann die Betrachtung der entwickelten Form keine Antwort ergeben, wohl können wir aber hoffen, sie von der Entwicklungsgeschichte zu erhalten.

Ueber die erste Anlage der beiden Seitenaxen an der Hauptaxe wurde schon oben das Nöthige berichtet, und durch die Vergleichung der zwei ersten Figuren werden die einschlägigen Verhältnisse ohne weiters erkannt werden können. Durch die Zurückführung der Zellen der Seitenaxe (S, links in Fig. 2) auf ihre Initialen lässt sich dieselbe ganz unzweifelhaft als seitliche Bildung an der Axe erkennen, wie dies auch Fig. 1 schon deutlich zeigt. Anfangs kleiner, als jener Theil der Hauptaxe ist, wird diese Nebenaxe allmählig so gross und endlich grösser und kräftiger als die Mutteraxe selbst und drängt dieselbe immer mehr zur Seite, wie dies in Fig. 3 schon angedeutet ist. Zuletzt tritt diese Nebenaxe vollständig an Stelle der Hauptaxe und erscheint als direkte Fortsetzung derselben, wie dies deutlich aus der Fig. 6 sich ergiebt, wo A die Hauptaxe, S die entwickelte Nebenaxe und S′ die rudimentär bleibende Nebenaxe ist.

In den jugendlichsten Stadien der Entwicklung lässt sich jedoch zwischen Hauptaxe und entwickelter Nebenaxe kein auffallender Unterschied beobachten, da beide in ihrer äussern Formgestaltung mit einander übereinstimmen. Ja in Stadien, die zwischen jenen der Fig. 2 u. 3 liegen, ist ein solcher Unterschied gar nicht möglich, da die ganze Vegetationsspitze das Bild einer vollständigen Dichotomie uns darbietet. Beide Aeste der Gabeltheilung des Vegetationspunktes erscheinen als gleichwerthige Theile, von denen der eine zur Blüthe wird, der andere hingegen als vegetative Axe weiter wächst, um endlich selbst das Spiel der ursprünglichen Hauptaxe zu wiederholen. In dem Falle einer wirklichen Dichotomie würden dann die oben schon erwähnten Seitenaxen (S′ u. S″ Fig. 6) als Achselprodukte der beiden Blätter des Stengelknotens aufgefasst werden müssen. Da jedoch eine solche Dichotomie, wie die Fig.

1 u. 2 und die Verfolgung der Zellreihen bis auf ihre Initialen zeigen, durchaus nicht angenommen werden kann, so müssen wir dem einen Seitenspross S'' eine andere Deutung geben. Von dem andern S' ist schon bemerkt worden, dass derselbe gleichzeitig mit der entwickelten Nebenaxe S entstanden, also ihr gleichwerthig ist.

Um nun das Ganze leichter übersehen zu können, müssen wir wieder zu der Fig. 3 zurückkehren, wo A die zur Seite gedrängte Hauptaxe, S die stark entwickelte, S' dagegen die ihr gleichwerthige, aber nicht zur vollen Entwicklung gelangende Seitenaxe ist. In dem Stadium, das in dieser Figur abgebildet ist, lassen sich einige Zeit hindurch an der Hauptaxe A keine merklichen Veränderungen wahrnehmen; dieselbe ist ein einfacher Vegetationskegel, der keine Anlagen neuer Organe bis jetzt aufweist. An der die Hauptaxe an Grösse übertreffenden Nebenaxe hingegen treten uns die Anlagen des ersten Blattpaares als peripherische, mehr spitz zulaufende Höcker entgegen (bl, bei S). Sie liegen hier in der Fläche des Papiers, daher ich nur eines derselben angedeutet habe. In Fig. 3*, in der ein etwas älteres Entwicklungsstadium von vorne betrachtet abgebildet ist, sehen wir die Anlagen des Blattpaares bei S seitlich, und zugleich die Andeutung einer neuen Sprossanlage; ebenda sehen wir, dass auch die Hauptaxe A die Anlagen eines Blattpaares aufweist. Noch bevor aber diese letztere Veränderung bemerkbar wird, erscheint unterhalb der Anlage des Blattpaares der Nebenaxe, und zwar wieder in der Achsel des alten Blattes Bl, eine neue geringe Auftreibung s'', welche auch in den Figuren 4 und 6, und zwar bei Fig. 4 in einem entwickelteren Zustande uns entgegentritt. Dieselbe wird allmählig grösser und zu einem wohlentwickelten Zweige, welcher von Payer als ebenbürtig jenem Zweige angesehen wird, der später die Stelle der Hauptaxe einnimmt. Dies ist aber, wie wir gesehen haben, nicht der Fall, da wir, der ersten Anlage nach, den unentwickelten, rudimentär bleibenden Spross S' als der entwickelten Nebenaxe ebenbürtig ansehen müssen. Dieses Rudiment findet sich, wie schon oben erwähnt wurde, am ausgebildeten Stengelknoten in der Achsel jenes Blattes, welches scheinbar nur die als Hauptaxe fungirende Nebenaxe zum Achselspross hat. Den andern weniger entwickelten Zweig des Stengelknotens halte ich für die ausgebildete Anlage s'' der Figuren 3, 4 und 6, also für

secundäre Bildung aus jenem Theil der ursprünglichen Axe, welcher als Fussstück der Anfangs sich ziemlich gleich bleibenden Haupt- und Nebenaxe sich darstellt. Derselbe ist also streng genommen der kräftig entwickelten Nebenaxe S und dem dieser entsprechenden Zweigrudimente S′ nicht ebenbürtig. Seinem weiteren Verhalten nach erweist sich derselbe jedoch, trotzdem er secundären Ursprungs ist, als entwicklungsfähiger, als der eine der primären Sprosse S′. Denn während letzterer nur noch ein, oder höchstens zwei Paare — aber auch höchst rudimentär bleibender — Blätter anlegt und dann vollständig zu wachsen aufhört, erscheint der erstere mit mehreren wohl entwickelten Blattpaaren und zeigt auch Verzweigungen, ganz wie die an Stelle der Hauptaxe getretene Nebenaxe S.

Nachdem die Anlage der secundären Nebenaxe erfolgt ist, und auch das Ende der Hauptaxe die Anlagen zweier opponirter Blätter, deren Bedeutung später noch erklärt werden wird, zeigt, tritt in jenem Theil des Stengels, der oberhalb der rudimentären primären und der sich entwickelnden secundären Nebenaxen liegt, intercalares Wachsthum auf, wodurch die Nebenaxe S und die Hauptaxenspitze A allmählig emporgehoben werden, und sich so immer mehr von der ersteren entfernen. Es wird auf diese Weise ein beiden gemeinsames Fussstück erzeugt (F in Fig. 6), welches ich im Vorausgehenden, der Kürze wegen, immer ausschliesslich als entwickelte primäre Nebenaxe bezeichnet habe. Das Endresultat dieses intercalaren Wachsthums ist, dass die Blüthe in einen höheren Stengelknoten zu liegen kommt, als sie ihrer ersten Anlage nach stehen sollte. In der Figur 6, welche so ziemlich einen Medianschnitt darstellt, ist dies schon etwas angedeutet, und um das Bild zu vervollständigen müssen die weggeschnittenen vor und hinter der Ebene des Papiers liegenden Theile hinzugedacht werden. Zu der entwickelten Blüthe Fl würde bei dem Sternchen (*) die Auszweigung zu stehen kommen, welche, an ihrer Spitze zur Blüthe werdend, am andern seitlichen Theil die Neubildungen A, S, S′ und später S″ erzeugt, von welchen A wieder zur Blüthe wird.

In den ersten Jugendzuständen ist die zur Blüthe werdende Hauptaxe von der Nebenaxe kaum zu unterscheiden, da letztere, wenn wir die Stellung bei Seite lassen, nur durch etwas grössere Blattanlagen und gewölbteren Vegetationspunkt vor der ersteren sich auszeichnet. Im Uebrigen stimmen beide überein, indem wir bei

beiden zu beiden Seiten des Vegetationspunktes die opponirten Blattanlagen (bl) beobachten. Später wird die Blüthenanlage dadurch leichter kenntlich, dass, bei Betrachtung von oben, an der Peripherie des Höckers mehrere Erhebungen erscheinen, welche die Andeutungen der Kelchblätter sind. Dasselbe lässt sich auf Längsansichten, wie Fig. 7, beobachten, wo die Blüthe (Fl) und die sich verzweigende Nebenaxe eingezeichnet, Alles andere aber weggelassen worden ist.

Wenn wir nun die Entwicklungsstadien der Axe A in Fig. 6 mit der Axe Fl-A in Fig. 7 vergleichen, so erkennen wir ohne weiters, dass die Anlagen bl der Figur 6 vollkommen den Anlagen bl der Figur 7 entsprechen, während der Vegetationspunkt, der bei A noch ganz einfach, bei Fl als Blüthenanlage sich herausstellt. Die Blattanlagen bl von A in der Fig. 6 und bl von Fl in der Fig. 7 könnten nun, wie es auch Koehne gethan hat, einfach für Vorblätter der Blüthe angesehen werden, wenn uns bei denselben nicht einige Verhältnisse entgegentreten würden, die eine solche Deutung als unzulässig erscheinen lassen. Betrachten wir nämlich eine sehr junge Blüthenanlage näher, so finden wir, dass wenn der Vegetationspunkt derselben die Anlage der Kelchblätter zeigt, immer auch in den Achseln der vermeintlichen Vorblätter kleine Höckerchen auftreten (S. Fig. 7), und zwar je einer in jeder Achsel. An diesen Höckerchen bilden sich dann 1, oft auch 2 Paare dekussirter Blättchen aus, welche aber sammt der sie erzeugenden Axe und den vermeintlichen Vorblättern äusserst rudimentär bleiben, so dass sie nur bei etwa 150facher Vergrösserung deutlich erkannt werden können. Diese „Vorblätter" haben also, wie die normalen Blätter am Stengel, auch ihre Achselprodukte, und wenn wir die Sache näher betrachten, so wiederholen sich an der Blüthenaxe, nur in einfacherer Weise, die nämlichen Verhältnisse, wie am übrigen Stengel. Der Unterschied besteht darin, dass hier bei der Blüthe nach Anlage der Seitenzweige, welche beide rudimentär bleiben, das Ende der Hauptaxe der Fortpflanzung ausschliesslich dient und die vegetativen Seitenaxen nicht mehr ausgebildet werden und keine Verzweigungen zweiter Ordnung aus sich hervorgehen lassen. Es folgt nun aus diesem, dass jene Blättchen nicht einfach als Vorblätter der Blüthe, sondern als den übrigen Laubblättern vollkommen gleichwerthige, wenn auch ganz rudimentär bleibende Organe aufzu-

fassen sind. Aus demselben Grunde kann auch das ganze Gebilde, an dessen Spitze die Blüthe steht, nicht einfach als Blüthenstiel angesehen werden, sondern es kann dasselbe nur oberhalb jener Blättchen als solcher aufgefasst werden. Dafür spricht auch der Umstand, dass der über den rudimentären Blättchen mit ihren Achselsprossen liegende Theil gewöhnlich nach der Reife der Blüthe abfallen kann, während der unterhalb derselben liegende Theil fortbestehen bleibt, mitsammt den Blättchen und ihren Achselprodukten. Unter günstigen Verhältnissen könnten dieselben später sich auch weiter entwicklungsfähig zeigen, und es dürfte nichts Auffälliges haben, wenn der Blüthenstiel sich, wie die andern Axen, wirklich verzweigen würde.

Was nun im Speziellen die Entwicklung der Organe des zur Blüthe gewordenen Axentheils anbetrifft, so stimmen meine Beobachtungen mehr mit denen Koehne's, als mit jenen von Payer überein. Indem ich daher wegen des Ausführlicheren auf ersteren verweise, will ich der Vollständigkeit halber nur kurz das Hauptsächlichste hier anführen.

Nachdem die Kelchblätter als gesonderte Höcker angelegt worden sind, erhebt sich ihre gemeinsame Insertionszone durch intercalares Wachsthum und bildet so ein röhrenförmiges Gebilde, die sogenannte Kelchröhre. Bevor aber das intercalare Wachsthum bemerkbar wird, erscheinen mit den sechs Kelchblättern alternirend die sechs Staubgefässe des äussern Kreises. Etwas später treten auch die Staubgefässe des innern Kreises auf, und jetzt ist die Kelchröhre ganz deutlich zu unterscheiden. Die Staubgefässe des äussern, als auch die mit ihnen alternirenden des innern Kreises stehen Anfangs vollständig am Boden der Kelchröhre; erst später rücken auch sie durch intercalares Wachsthum der ihnen und der Kelchröhre gemeinsamen Zone in dieselbe hinauf. Von den Blumenblättern, welche Payer vor den Staubblättern entstehen lässt, kann man jetzt noch nichts beobachten. Dieselben treten erst nach der Anlage der Staubblätter deutlich hervor. Sie stehen hoch oben am innern Rande der Kelchröhre, und zwar etwas unterhalb der freien Kelchzipfel und mit diesen alternirend.

Zu gleicher Zeit mit dem Erscheinen der Staubblätter als deutliche Höcker kann man auf dem Grunde der Kelchröhre, und zwar innerhalb der Staubgefässzone, die Anlagen der Fruchtblätter beob-

achten. Sie treten als ringförmige Erhebung auf, welche an einer Stelle etwas stärkeres Wachsthum zeigt. Bald werden noch eine oder zwei höckerartige Erhebungen deutlich bemerkbar, und nun erscheint der Rand des in Folge des Wachsthums höher gewordenen Ringwulstes gewöhnlich mit 2 oder 3 solcher Erhebungen, die deutlicher unterschieden werden können. Bei aufmerksamer Betrachtung des becherförmig gewordenen Fruchtknotens kann man aber noch einige, freilich sehr wenig hervortretende Unebenheiten beobachten, so dass die Zahl der Fruchtblätter auch auf 6 steigt. Deutlich und normal entwickeln sich aber immer nur 2 oder 3, und auch von diesen ist das eine immer grösser, so dass es leicht erklärlich wird, wenn Koehne ihre Zahl nur auf 2 reduzirt. Mit der allmähligen Erhebung der Kelchröhre mit den Staubblättern und Blumenblättern wächst auch der Fruchtknotenbecher in die Höhe; derselbe hat jedoch nicht eine mit der Kelchröhre gemeinsame Wandung, wie dies z. B. bei den Onagraceen der Fall ist [1]), sondern derselbe besitzt seine eigene Wandung und erscheint wie ein in einen grösseren Becher hineingelegter kleinerer.

Innerhalb dieses kleineren Bechers erhebt sich nun, wenn der Fruchtknotenbecher einige Höhe erreicht hat, die Axenspitze zu einer Art centralen Säule, welche durch zwei oder drei schwach entwickelte Längsleisten mit der Fruchtknotenwand in Verbindung steht. Diese Leisten verschwinden später während der Samenreife, so dass nur die Mittelsäule übrig bleibt. An ihrer der Säule anliegenden Seite zeigen sie in keiner Zeit Anschwellungen, welche darauf schliessen liessen, dass sie zu den Samenknospen in irgend einer Beziehung ständen, so dass man sie eigentlich nicht als Placenten auffassen kann. Als Placenta muss im Gegentheil die centrale Säule aufgefasst werden, indem die Ovula an derselben erscheinen. Die ersten Ovula erscheinen immer in jenem Fach, welches vor dem am stärksten entwickelten Fruchtblatt steht, und zwar treten dieselben zuerst am obern Theil der Säule und dann successive in basipetaler Folge auf. Sie werden durch häufig sich wiederholende Theilungen im Periblem der Muttersäule angelegt und treten dann als schief nach aufwärts aufsteigende Höcker uns entgegen. Durch stärkeres Wachsthum auf der der Säule zugekehrten Seite wird die

[1]) cf. meine Untersuchungen über Blüthenentwicklung der Onagraceen (Entwicklung der Carpidien).

Spitze des Höckers etwas zur Seite gekrümmt, und bald darauf erscheint in ähnlicher Weise wie bei den Onagraceen die Anlage des ersten Integuments durch Theilungen, die sich blos auf eine Zone von Zellen erstrecken, welche dem Dermatogen des Höckers angehören. In Folge der Entwicklung des Integuments wird die Höckerspitze immer mehr zur Seite gedrängt, trotzdem aber kann auch später noch erkannt werden, dass auch hier, wie bei den Onagraceen, der Knospenkern keine seitliche Neubildung am Funikulus, sondern die primäre Spitze desselben ist. Nachdem die Krümmung schon deutlich ausgesprochen ist, erscheint hinter dem ersten Integument die Anlage des zweiten, an welchem auch das Periblem des Ovularhöckers sich betheiligt, so dass also auch hier die beiden Integumente verschiedenen morphologischen Werth haben, wie bei den Onagraceen u. a. auch. Die Ovula selbst müssen hier, da sie aus der centralen Säule ohne irgend welche Vermittlung der Scheidewände des Fruchtknotens entspringen, als Blattäquivalente angesehen werden.

Nachdem die Anlage der Ovula erfolgt ist, erscheint am Grunde des Fruchtknotens, und zwar auf dem Rücken des grössten Fruchtblattes, eine höckerartige Bildung, welche durch entsprechende Theilungen im Periblem hervorgebracht wird. Dieselbe wird mit der Zeit immer grösser und bildet einen spornartigen Anhang, welcher auch die Kelchröhre vor sich herdrängt. Durch seine stärkere Entwicklung bewirkt derselbe das Aufspringen der Kelchröhre vom Boden aus und ebenso steht er auch in Beziehung zum Aufspringen der Fruchtknotenwand und dem Entlassen der Samen. Wie dies jedoch eigentlich zu Stande gebracht wird, durch welche Veränderungen des Gewebes desselben und der Fruchtknotenwand, hatte ich nicht näher zu untersuchen Gelegenheit.

Wenn ich nun zum Schlusse die aus den vorausgehenden Untersuchungen sich ergebenden Resultate kurz zusammenfasse, so sind dieselben folgende:

Die Verzweigung der Cupheen mit opponirten Blättern ist ihrer ersten Anlage nach ein Dichasium, da aus der Hauptaxe, die kräftig weiter wächst, zwei Nebenaxen hervorgehen, die ganz das-

selbe Verhalten wie die Hauptaxe zeigen. Diese Verzweigungsart geht aber allmählig in einen Wickel über, indem, sobald die Vorbereitungen für Anlage der Fortpflanzungsorgane getroffen werden, der eine der beiden Seitenäste in seiner Entwicklung hinter dem andern zurückbleibt und endlich im Stengelknoten unterhalb der ersten Blüthe ganz verschwunden zu sein scheint. Der kräftig sich entwickelnde Seitenspross aber überholt im weiteren Wachsthum auch die Hauptaxe, welche ihre Entwicklungsfähigkeit verliert und zur Blüthe wird, nicht aber ohne vorher in den Achseln der sogenannten Vorblätter ebenfalls Neubildungen aufzuweisen, die auf eine dichasiale Verzweigung hindeuten. Freilich kommt dieselbe nicht zur Entwicklung, sondern verbleibt auf dieser Stufe als blosse Anlage. Die kräftig entwickelte Nebenaxe wiederholt ihrerseits dasselbe Verhalten, wie die Hauptaxe; auch sie endigt in einer Blüthe, nachdem sie ebenfalls einen Seitenspross erzeugt hat, der das Grösserwerden der ganzen Pflanze bedingt. Die consecutiven, stark sich entwickelnden Nebenaxen stellen sich, da sie die Hauptaxe zur Seite drängen, in eine Flucht und erscheinen so als eine ursprüngliche Hauptaxe, aus welcher die einzelnen Sprossgenerationen wie coordinirte Seitenzweige entspringen. Es würde dies vollkommen einer cicinnalen Verzweigung entsprechen. In der ausgebildeten Pflanze jedoch erscheint uns dieselbe etwas modificirt, indem das der Hauptaxe und der entwicklungsfähigen Nebenaxe gemeinsame Fussstück nachträglich intercalares Wachsthum erfährt, wodurch sowohl das Ende der Hauptaxe, die Blüthe, als auch die Ausgangsstelle des entwickelten Seitensprosses von jenem Orte, wo sie eigentlich stehen sollten, entfernt erscheinen. Es wird hierdurch jene Erscheinung zu Stande gebracht, dass die Blüthe an einen höheren Stengelknoten zu liegen kommt, als sie eigentlich stehen sollte. Diese eigenthümliche Modification der cicinnalen Verzweigung, wie sie in Fig. 8 wiedergegeben ist, lässt sich, wenn wir das intercalare Wachsthum uns beseitigt denken, ohne Schwierigkeit auf die normale Form zurückführen, da der früher erwähnte Seitenzweig s″, der noch an jedem Stengelknoten steht, secundären Ursprungs ist, und daher bei der Darstellung der Verzweigung übergangen werden kann. —

Eine ähnliche Erscheinung von Aenderung der Wachsthumsrichtung tritt uns auch an der Blüthe entgegen. Nachdem nämlich die Kelch- und Staubblätter in centripetaler Richtung angelegt wurden, erscheinen

die Blumenblätter als Einschiebungen zwischen dem Kelchblatt- und ersten Staubblattkreis. Das Fruchtblätter-Cyclom, welches in seinen Jugendzuständen die Andeutungen von 6 Zipfeln auf seinem Rande zeigt, bildet später nur 2 oder 3 derselben, und von diesen wieder nur einen besonders stark aus, die dann zur Narbe werden. Innerhalb der Fruchtknotenwand erhebt sich die Axenspitze als centrale Säule, welche durch Scheidewände mit der Fruchtknotenwand in Verbindung steht. Die Scheidewände betheiligen sich an der Bildung der Samenknospen nicht. Diese entstehen an der Mittelsäule in basipetaler Richtung, und der Knospenkern ist keine Neubildung an dem Funikulus, sondern er wird aus der ursprünglichen Spitze der Samenknospenanlage gebildet.

Die Ovula sind anatrop und von ihren beiden Integumenten ist das innere eine Dermatogenbildung, während bei der Bildung des äussern auch das Periblem sich betheiligt. Wir haben demnach in der Gattung Cuphea einen Beleg mehr für die bei den Onagraceen (s. o.) ausgesprochene Ansicht in Bezug auf den Knospenkern und auf die Integumente des Ovulums.

Erklärung der Figuren auf Tafel XI.

Die Fig. 1 und 2 wurden bei einer Vergrösserung eines Zeiss'schen $\frac{1}{F}$, die Fig. 3, 4, 6 und 7 bei einer Vergrösserung von $\frac{1}{D}$ gezeichnet. Auf der Tafel sind sie auf die halbe Grösse reduzirt.

Fig. 1. Junge Vegetationsspitze mit der Anlage der entwicklungsfähigen Seitenaxe S, und der rudimentär bleibenden S'.A ist die Hauptaxenspitze.

Fig. 2. Dieselbe, nur in einem ältern Entwicklungsstadium.

Fig. 3. Eine Axenspitze im optischen Längsschnitt. bl die Blattanlagen der entwicklungsfähigen Nebenaxe. s'' die Anlage des secundären Seitenzweiges. Bl, Laubblatt. A, S' wie oben.

Fig. 3*. Dasselbe wie vorige Figur, aber in einem etwas älteren Zustande, von vorne betrachtet.

Fig. 4. Eine junge Axenspitze mit den Verzweigungen in toto. Fl, die Blüthenanlagen. S' der rudimentäre, primäre Seitenspross. s'' die secundäre Nebenaxe. bl, sogenanntes Vorblatt der Blüthe mit seinem Achselspross S, welcher rudimentär bleibt.

Fig. 5. Schematische Darstellung der Verzweigung im Querschnitt. Die Bezeichnungen wie bei den andern Figuren.

Fig. 6. Eine Längsansicht mit den Verzweigungen zweier Stengelknoten. Bei F das durch intercalares Wachsthum hervorgebrachte gemeinsame Fussstück der Hauptaxe und der Nebenaxe S'. Bei *Fl die aus der Ebene heraustretende Hauptaxenspitze des untern zu A, S, S' etc. gehörigen Stengelknotens.

Fig. 7. Bei Fl an der Hauptaxenspitze die Anlage der Kelchblätter. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorigen Figuren.

Fig. 8. Schematische Darstellung der Verzweigung. Die Kreise am Ende der Axen deuten die Blüthen an. S das durch intercalares Wachsthum gebildete Fussstück der Haupt- und Nebenaxe. S' unentwickelte Nebenaxe. S'' die secundäre Nebenaxe, welche für die eigentliche Verzweigung nicht von prinzipieller Bedeutung ist, daher sie nur durch Punkte angedeutet wurde.

VII.

Ueber den Krebs der Apfelbäume.

Von

Dr. R. Stoll.

Hierzu Tafel XII.

Unter der Bezeichnung Krebs werden pathologische Zustände der Pflanzen verstanden, welche hinsichtlich der veranlassenden Ursachen sehr verschieden sich verhalten können, aber theilweise in ihrem äussern Verhalten bis zu einem gewissen Grade Aehnlichkeit haben, indess auch in dieser Hinsicht sich sehr verschieden unter sich verhalten. Nur theilweise sind ihre ursächlichen Momente aufgeklärt, ebenso lückenhaft ist unsere Kenntniss der Veränderungen, welche der Pflanzenkörper erfährt. Es ist das Verdienst R. Hartig's, den Krebs der Weisstanne, der Kiefer, den Rindenkrebs der Lerche, den Erdkrebs der Fichte und Kiefer nach allen Richtungen genau dargestellt zu haben.

Eine sehr häufige, für die Obstpflanzungen wie Baumschulen sehr nachtheilige Krankheit ist der Krebs der Apfelbäume. Trotz seiner grossen Verbreitung ist derselbe bisher nie genau untersucht worden, noch weniger hat man versucht, seine Entstehung mit Sicherheit festzustellen. In letzterer Hinsicht wird wie z. B. von Kuehn und den pomologischen Schriftstellern die Ursache des Krebses in der Bodenbeschaffenheit gesucht, ohne dass dafür ein ausreichender Beweis geliefert wäre. In der Darstellung der äusseren Krankheitserscheinungen stimmen die Angaben unter sich vollkommen überein, namentlich wird das eigenthümliche Aussehen der krebsigen Stellen stets hervorgehoben.

Dass die ältere Literatur, wie die Angaben der Praktiker im Ganzen keine sehr genaue Darstellung und Untersuchung der Krankheitserscheinungen enthalten, ist nicht auffallend, da einerseits erst seit nicht sehr langer Zeit die Krankheitserscheinungen der Pflanzen einer genaueren Untersuchung unterworfen werden, andererseits Praktiker nicht immer in der Lage sind, dergleichen Erscheinungen genau zu prüfen. Wohl aber liesse sich erwarten, dass in einer Schrift, welche, wie Sorauer's Pflanzenkrankheiten, sich die Aufgabe stellt, ein vollständiges Bild der Krankheitszustände der Pflanzen zu geben, diese verbreitete Krankheit richtig dargestellt wird. Der Verfasser hat aber auch in dem betreffenden Abschnitte den Beweis geliefert, dass er nicht im Stande ist, eine brauchbare Untersuchung zu liefern.

Sorauer sagt a. a. O pag. 200: „Die Krebsgeschwulst zeigt sich häufig in der Nähe eines Zweiges. Die Rinde erscheint in den bisher zur Beobachtung gelangten jüngsten Stadien an einer Seite des Stammes durch eine hervorbrechende Holzanschwellung, die in der Lippe gespalten ist, auseinander gesprengt. In einem etwas älteren Zustande erscheint die Holzanschwellung bereits mehrfach zerklüftet, indem der ursprünglich ziemlich seichte Spalt, welcher die lippige Theilung der ganzen Geschwulst bewirkte, sich vertieft und in eine, meist der Längsrichtung des Zweiges folgende enge, gewundene, tiefe Furche verwandelt wird, in welche hinein die faltigen und runzligen berindeten Ränder der Wucherung abfallen. Die hervorbrechende Anschwellung hat ihre eigne Rinde, welche zuerst glatt und straff ist. Die ursprüngliche Rinde des Zweiges vertrocknet wenig und tritt als zurückgeschlagener erster Wundrand auf. In der Mitte der Furche ist die Cambialthätigkeit vernichtet. Um so stärker tritt dieselbe in der allernächsten Umgebung der Wunde auf, wodurch in der folgenden Vegetationsperiode ein auffallend starker, meist noch allseitiger Ueberwallungswulst gebildet wird. Dadurch aber, dass die Zerstörung im Holzkörper innerhalb des zuerst ergriffenen Jahresringes in der Längs- und Querrichtung fortschreitet, stirbt im folgenden Jahre nach der Bildung auch die erste Ueberwallungswulst ab. Während dieser Zeit hat sich ein zweiter noch stärkerer, ausgedehnterer, den ursprünglichen Krankheitsheerd in noch weiterem Umfange umgebender Ueberwallungsrand gebildet, der im nächsten Jahre demselben Schicksal verfällt. Auf diese Weise

entstehen 3—5 immer stärker aufgeworfene Ueberwallungsränder, die, je später entstanden, immer weiter vom ursprünglichen Erkrankungsheerde zurückgetreten sind und der ganzen Wunde ein der Rosenblume ähnliches Ansehen geben."

Sorauer behandelt den Krebs der Obstbäume im Anschluss an die Verflüssigungskrankheiten und meint, dass der Krebs an den Kernobstgehölzen das ist, was der Gummifluss bei dem Steinobst. Zur Begründung dieser Annahme führt er Folgendes an:

„Die von ihm untersuchten jungen Zustände zeigten eine ganz bedeutende einseitige Wucherung des Jahresringes. An der Krebsstelle eines 3- bis 4jährigen Astes erscheint plötzlich ein Jahresring doppelt so stark; der nächstfolgende ist ebenfalls an derselben Stelle einseitig stärker und in der Regel schon am Orte seiner grössten Ausdehnung radial zerklüftet. Oft ist schon die erst gebildete Wucherung an einer Stelle des Frühjahrholzes braun und todt, in andern Fällen scheint zuerst der zweite, abnorm verdickte Jahresring von der Klüftung aus abzusterben, und diese Zerstörung des Wuchergewebes pflanzt sich allmählig auch auf die andern, gesunden Theile fort."

„Der Umstand, dass ein Theil eines Jahresringes hypertrophisch wird, und in diesem Theile die Zersetzung des Gewebes beginnt zeigt eine deutliche Analogie mit der Bildung des abnormen, der Verflüssigung anheimfallenden Parenchyms bei der Gummosis."

Hinsichtlich der Ursache stützt sich Sorauer auf die praktischen Erfahrungen, dass die Bäume krebsig in Moor- und Torfboden, in nassen kalten Lagen werden, und dass, wie der Gummifluss auch der Krebs durch Edelreiser übertragbar ist und wie jener sich am besten durch Ausschneiden bis auf das gesunde Holz heilen lässt, wenn man gleichzeitig darauf Bedacht nimmt, den Boden kräftig und tiefgründig zu machen.

Zu meinen Untersuchungen benutzte ich Material, welches mir einige Apfelbäume in dem botanischen Garten der Universität zu Leipzig boten. Die Krankheit ist dort in dem nicht zu botanischen Zwecken benutzten Theile des Gartens an einzelnen Exemplaren sehr entwickelt, ausserdem findet sie sich an einzelnen Exemplaren von Pirus spectabilis und Pirus prunifolia, jedoch nur sparsam. In Folge meiner Untersuchungen darf ich mit Bestimmtheit aussprechen, dass der Krebs der Apfelbäume durch die Ver-

letzungen der Blutlaus (Aphis lanigera HAUSM. Schizoneura lanigera HARTIG) veranlasst wird.

Indem ich hinsichtlich der Gattung Aphis auf die zoologischen Werke und auf NOERDLINGER's Schrift „Die kleinen Feinde der Landwirthschaft, Stuttgart 1874" verweise, bemerke ich, dass Aphis lanigera jener Gruppe der Aphisarten angehört, deren Körper eine von dichten, weissen Wollflausch, aus von dem Thiere ausgeschiedenen Wachscylindern bestehend, bedeckt ist: Taf. XII Fig. 2. Diese Hülle schützt einerseits die Insekten vor äusseren schädlichen Einflüssen, andererseits unterstützt dieselbe den der Brut durch den Mutterkörper gewährten Schutz. Durch die weissen Wollfläusche werden die Colonien an den Bäumen sehr leicht sichtbar, auch wenn sie noch nicht sehr lange angesiedelt sind, und selbst einzelne Individuen sind deshalb nicht schwer zu finden. Deren Schädlichkeit für den Apfelbaum erwähnen schon ILLIGER (Magazin, Bd. I. p. 440), DU BREUIL (Culture des arbores etc. p. 433), ebenso HOPFER (WILDA und KROKER, Centralblatt 1863. II. p. 540), RATZEBURG, NOERDLINGER, TASCHENBERG etc., so dass es bei der grossen Verbreitung dieses Insektes in den Obstpflanzungen und Baumschulen auffallen muss, dass weder KUEHN noch SORAUER desselben erwähnen, zumal schon ILLIGER, DU BREUIL und NOERDLINGER, namentlich aber die beiden ersteren, die Verletzungen, welche sie verursacht, ausdrücklich erwähnen. Die Ansiedlungen der Colonien finden vorwiegend an den einjährigen Zweigen statt, zuerst stets auf der dem Boden zugekehrten Seite desselben, später umhüllen sie wohl auch den ganzen Zweig; ältere, durch entwickeltere Borkebildung geschützte Zweige werden dann als Wohnplatz ausgewählt, wenn eine Verletzung vorhanden ist. So siedelte sich zahlreich Aphis lanigera auf dem Cambial- und Rindengewebe eines Stammstumpfes von Pirus spectabilis an, dessen Stamm im Winter 1873/74 gefällt worden war. Der Baum selbst war von der Blutlaus befallen gewesen und ohne Zweifel waren die neu auftretenden Colonien Nachkömmlinge der Generationen des Jahres 1873, wie auch das Auftreten des Insektes in der Baumschule des botanischen Gartens, so wie an einzelnen Exemplaren des Pirus prunifolia durch Einwanderung von den ergriffenen, nicht entfernt stehenden Apfelbäumen erfolgte. Berücksichtigt man die Lebensweise und Fortpflanzung des Insektes, so ist es ausser Zweifel, dass die geflügelten Weibchen einerseits, andererseits die auch

den Winter überdauernden Eier die Colonien erzeugen, folglich auch Edelreiser oder Wildlinge die Uebertragung vermitteln können, gesunde Individuen befallen werden. Zudem überwintert auch ein Theil der Weibchen im flügellosen Zustande.

Die Blutlaus bohrt ihren Rüssel durch die Epidermis und das Rindenparenchym in gerader, zur Axe des Zweiges senkrechter Richtung in das Cambialgewebe ein. Tödtet man die Thiere durch Aufgiessen von Aether so rasch, dass sie verhindert werden, den Rüssel einzuziehen, so lassen sich in dem Gewebe einjähriger Zweige die Rüssel in unveränderter Lage auf Quer- und Längsschnitten nachweisen. (T. XII. Fig. 3). Die Festigkeit des aus Chitin bestehenden Rüssels ist im Stande den Widerstand zarterer Gewebe zu überwinden, seine Structur macht es aber auch begreiflich, weshalb das Insekt sich nur an verletzten Stellen und Rindenrissen ansiedeln kann und durch Borke geschützte meidet, vorwiegend aber die jährigen oder auch zweijährigen Triebe aufsucht.

An jenen Stellen, an welchen sich die Colonien der Blutlaus entwickeln, wird zuerst eine leichte, in der Folge sich immer mehr vergrössernde Anschwellung sichtbar (Taf. XII Fig. 2. a), welche von der Epidermis des Zweiges bedeckt ist. Der Umriss der Anschwellung ist länglichelliptisch, entsprechend der Ansiedlung des Insektes und in seiner Ausdehnung stets mit der Ansiedlung übereinstimmend. Durch die stetige Vergrösserung der Anschwellung ist die Epidermis und das darunter liegende Rindengewebe, überhaupt nicht mit derselben Energie wachsend, nach einiger Zeit nicht mehr im Stande, dem von innen her wirkenden DruckeWiderstand zu leisten, beide reissen der Länge nach auf, und so entsteht eine Längsspalte, welche das tiefer liegende Gewebe blosslegt, welches seinerseits im weiteren Verlaufe ebenfalls der Länge nach zerreisst (Taf. XII. Fig. 26.). Die mikroskopische Untersuchung der Wucherung zeigt, dass das Cambium, welches an der von der Ansiedlung freien Seite des Zweiges eine normale Ausbildung erfährt, in ein dünnwandiges, grosszelliges Gewebe übergeht, welches sich in Markstrahlen, aus senkrecht zur Axe des Zweiges gestrekten Zellen bestehend, dann in sehr dünnwandige, den Holzzellen entsprechende Zellen und weite, kurzgliederige unregelmässig zerstreute Gefässe oder Gefässgruppen differenzirt. Die Theilungen in dem Cambialgewebe erfolgen viel rascher an den angegriffenen Stellen, als den normal sich entwickelnden, so dass an diesen Stellen die Anschwellung des Zweiges

in der oben erwähnten Ausdehnung erfolgen muss.[1]) Hervorzuheben ist ferner, dass die Markstrahlenzellen der Wucherung grösser und dünnwandiger als die normalen sind und das Wucherungsgewebe Clorophyll führt.

Dass die Wucherung des Cambiums und des aus ihm hervorgehenden Gewebes die Ausdehnung und Zerreissung der Epidermis und der unter ihr liegenden Rinden- und Bastgewebe bedingt, geht aus der Lage der Bastbündel und dem bogigen Verlauf der Markstrahlen der Bastschichte hervor. Ausser der Dehnung und dem endlichen Zerreissen erfährt die Rinde keine Veränderung. Epidermis, die unter ihr liegenden Schichten des Collenchyms, die Chloropyll führenden Gewebeschichten, wie die Bastschicht stimmen mit den gleichen Geweben eines normal entwickelten Zweiges überein.

An den Rändern des Spaltes bildet sich das Cambialgewebe weiter und verengert durch seine Neubildungen den Spalt, ohne ihn jedoch ganz auszufüllen. Somit bleibt eine von zwei Längswulsten begrenzte Furche. An der ganzen Oberfläche bedeckt sich in weiterer Folge die Wucherung mit den sich bräunenden äussersten Zellen, welche mit Korkbildungen verwechselt werden können. Diese entstehen jedoch erst später unter den gebräunten äussersten Zellschichten durch tangentiale Theilungen der zunächst angrenzenden Zellen des Gewebes der Wucherung. In den meisten untersuchten Fällen war der Markkörper des Zweiges intakt und auf allen Seiten von normalem Holze umgeben. Die Grenze des normalen Holzes gegen die Wucherung war stets eine unregelmässige, d. h. die Zone des normalen Holzes auf der verletzten Seite bald schmäler, bald breiter, Buchten und Vorsprünge bildend. Es hängt dies offenbar von der Zeit ab, zu welcher die Cambialregion angegriffen wurde, die vorspringenden Parthieen normalen Holzes sind die später angegriffenen. Seltener beginnt die Wucherung unmittelbar an der Grenze des Markes. Wenn die Angabe Sorauer's, dass der Markkörper an der Anschwellung sich betheiligt, überhaupt richtig ist, so ist dies jedenfalls nicht immer der Fall und hängt zunächt von der Zeit der Verletzung ab, möglicher Weise aber auch davon, ob die Zerstörung der Wucherung und des vorhandenen normalen Holzes in späterer Zeit sich bis zum Marke erstreckt.

[1]) Bemerkenswerth ist das häufige Auftreten von Zellstoffbalken in den wuchernden Geweben. Seltner finden sie sich auch in dem normalen Gewebe der Rindenschicht.

Werden zweijährige Zweige von der Blutlaus ergriffen, so ist der Holzkörper des ersten Jahres normal gebildet; die Veränderungen treffen dann den Holzkörper des zweiten Jahres, aber auch hier ist stets ein Theil desselben normal entwickelt, ebenfalls der der verletzten Stelle gegenüber liegende. Es ist wohl kaum besonders hervorzuheben, dass gerade in diesem Verhältnisse der sprechendste Beweis dafür liegt, dass die Wucherung Folge der Verletzung durch die Blutlaus ist. In beiden Fällen schliessen sich die normalen und veränderten Gewebe, so lange keine durch äussere Einflüsse hervorgerufene Zerstörung eintritt, genau aneinander, wodurch es leicht möglich ist, die der normalen Bildung entsprechenden Gewebe der Wucherung zu bestimmen.[1])

Im darauffolgenden Winter geht das krankhafte Gewebe durch Einwirkung des Frostes und der Feuchtigkeit zu Grunde, soweit es nicht schon im Herbst von Käfern, Larven etc., denen es eine willkommene Speise ist, zerstört wurde. Wenn im darauffolgenden Frühjahr die Blutläuse nicht wieder auftreten würden, so würde die in dem vorausgehenden Jahre entstandene Wunde unter günstigen Umständen durch Ueberwallung von den Wundrändern aus vernarben. Da jedoch in den Rissen der Wunde Eier und Weibchen überwintern, so werden die von einer dünnen Borkschicht bedeckten Flächen und Ränder der Wunde neuerdings angestochen und die Wucherung beginnt dort aufs Neue.

Durch die in dem ersten Jahre der Verwundung (durch das Insekt) aufgetretene und später zu Grunde gegangene parenchymatische Umbildung der Cambialschicht ist der Holzring des Jahres der Verwundung an der befallenen Stelle unterbrochen Die so entstandene Lücke kann, sobald das Insect sich in derselben festgesetzt hat, nicht überwallt werden, da das dieselbe begrenzende Cambium, durch das Insekt aufs Neue verletzt, nur wieder lockeres, parenchymatisches, im darauffolgenden Winter absterbendes Gewebe erzeugt.

Die blossgelegte Stelle fängt nun an durch Einfluss der

[1]) Gegenwärtig, Ende October, sind die Generationen der Blutläuse beinahe vollständig verschwunden. Dagegen sitzen zahlreiche Individuen zerstreut in den Krebsstellen, und die einjährigen Zweige sind bedeckt mit Höckern, Stellen, an welchen die Wucherung begonnen hat, ohne dass die Rinde gerissen ist. Sich noch lebhaft vermehrende Colonien sind jetzt selten.

Atmosphäre sich zu bräunen und allmählich abzusterben. Der Holzring des zweiten Jahres nach der Verwundung kann sich bei den eintretenden Reizungen durch die Blutlaus wieder an der kranken Stelle nicht schliessen und stirbt ab bis hinter den Rand des ersten unterbrochenen Jahresringes, dessen Ränder dadurch den atmosphärischen Einflüssen preisgegeben, ihrerseits der Zerstörung anheimfallen. So geht nun derselbe Vorgang so lange fort, bis sich die Wundränder an der entgegengesetzten Seite des Astes vereinigen und so denselben gänzlich seiner Rinde berauben, wenn er nicht schon früher durch einen Windbruch abgebrochen oder durch gänzliches Absterben des Holzes die Leitung des Wassers unterbrochen ist. Auch wenn diese beiden Fälle nicht eintreten, stirbt der Baum resp. Ast, da eine Heilung durch Ueberwallung in so weit vorgeschrittenem Stadium der Krankheit nicht möglich ist, ab.

Durch das erfolglose Bestreben des Baumes, die Wunden durch Vernarbung von den Rändern auszuschliessen, bilden sich an den Wundrändern der einzelnen Jahresringe oft bedeutende, zerrissene Wülste, die der Wunde ein knorriges, eigenthümliches rosenartiges Ansehen geben. Damit ist auch das sicherste Erkennungszeichen des eigentlichen Krebses der Apfelbäume gegeben, wodurch er sich von allen ähnlichen Krankheiten, wie Fäule, Brand, Verletzungen durch mechanische Eingriffe etc. unterscheidet.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass der Krebs der Apfelbäume primär als eine hypertrophische Wucherung, durch den Stich der Blutlaus veranlasst, auftritt, dass diese Wucherung vom Cambialgewebe ausgeht und mit abnormer Bildung des Holzkörpers der betreffenden Stelle verbunden ist. Für die Richtigkeit dieser Erklärung spricht neben den Thatsachen, welche die mikroskopische Untersuchung liefert, die Thatsache, dass die Wucherungen und Krebsstellen immer nur auf der Seite des Zweiges sich finden, auf welcher die Aphis haust. Sekundär ist dagegen die Zerstörung des Gewebes der Wucherung und bei weiterem Umsichgreifen des Uebels auch des normal entwickelten Holzkörpers durch Verwesung und Fäulniss in Folge der atmosphärischen Einflüsse, welche noch unterstützt werden durch die Angriffe anderer Insekten auf das Wuchergewebe

Schon Anfang October trugen viele wuchernde Stellen die unverkennbaren Spuren des Insektenfrasses, von welchen durch die Einwirkung der Feuchtigkeit die Verwesung und Fäulniss beginnt. Die jährlich sich erneuernden Angriffe der Blutlaus auf die früher angegriffenen Stellen unterhalten das Uebel.

Unter solchen Umständen ist es begreiflich, dass das Ausschneiden der erkrankten Stelle, wenn es der Durchmesser des Zweiges gestattet, das Abschneiden einjähriger Zweige ein Heilmittel darbietet, vorausgesetzt, dass die Wundfläche geschützt wird. Ebenso begreiflich ist es, dass Bäume, deren Bodenverhältnisse ungünstig sind, durch das Uebel vorzugsweise leiden, weil sie viel weniger im Stande sind, durch Neubildungen die Wundflächen zu vernarben. Bodenverhältnisse sind also ein nebensächliches Moment, sie sind, wenn unpassend, eine begünstigende, keineswegs die veranlassende Ursache. Sorauer hat dies vollständig verkannt, indem er, der gewöhnlichen Anschauung folgend, in den Bodenverhältnissen die veranlassende Ursache sieht. Da er es versäumt hat, sich mit den ersten Anfangsstadien der Krankheit bekannt zu machen, so entging ihm die veranlassende Ursache, welche Lücke der Beobachtung er durch Schlüsse ohne Grundlage ergänzt und zu dem Schlusse kommt, der Krebs sei eine dem Gummiflusse analoge Erscheinung. Diese Analogie ist gänzlich verfehlt, da beide Vorgänge im diametralen Gegensatze stehen. Primär ist der Krebs ein der Gallenbildung analoger, secundär gehört er dem Gebiete des Fäulnissprocesses an, welche Vorgänge, Gallenbildung und Fäulniss, wieder nichts mit der als Gummifluss bezeichneten Desorganisation der Membran zu thun haben.

Unverständlich ist die Angabe Sorauer's, dass die Krebsgeschwulst sich häufig in der Nähe des Zweiges zeigt. Die Entstehung der krebsigen Stellen hängt von der Ansiedlung der Blutläuse ab und können sie eben so gut an Stellen des Stammes und stärkerer Aeste vorkommen, an welchen Zweige entspringen oder an solchen, wo dies nicht der Fall ist. Nicht jede Krebsspalte ist gewunden; es tritt diess dann ein, wenn mehrere dicht übereinander liegende Krebsstellen an einem Zweige vorkommen [1]).

---

[1]) Mit Anfang November in das Zimmer gestellte Zweige eines von der Blutlaus ergriffenen Apfelbaumes sind jetzt (Mitte November) mit zahlreichen neuen Colonien der Blutlaus bedekt, welche ihre Verheerungen begonnen haben. (R.)

Erklärung der Figuren auf Tafel XII.

Fig. 1. Ein von der Blutlaus befallener einjähriger Zweig des Apfelbaumes (Pirus Malus L.). a. Wachsausscheidungen, unter denen die Blutlauscolonien sitzen.

Fig. 2. Derselbe Zweig nach Entfernung der Blutläuse. a. Jüngere noch nicht aufgerissene Anschwellung. b. Anschwellung mit bereits aufgerissener Rinde.

Fig. 3. Querschnitt durch a der Fig. 2. g Rüssel der Blutläuse, welche bis in das Cambium eingedrungen, daselbst die Wucherung w hervorgebracht haben.

Fig. 4. Aelterer Zustand einer Krebswunde. d' die absterbenden Ränder der Wunde. d'' die abgestorbenen Ränder der Wunde.

VIII.

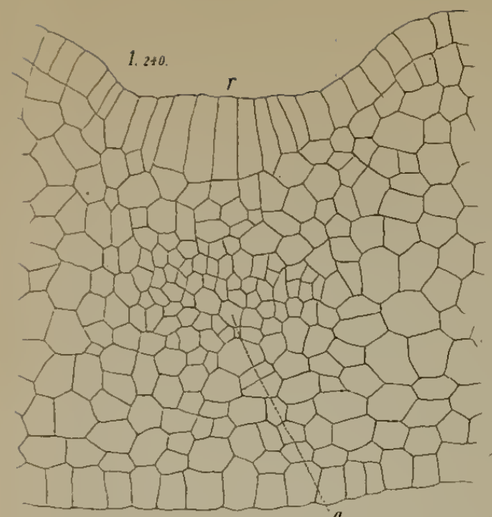
Puccinia sessilis Schneider und ihr Aecidium.

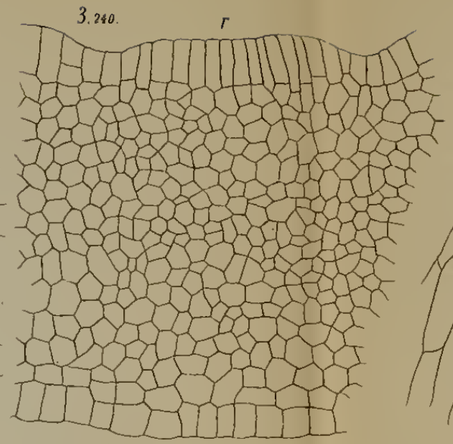
Von

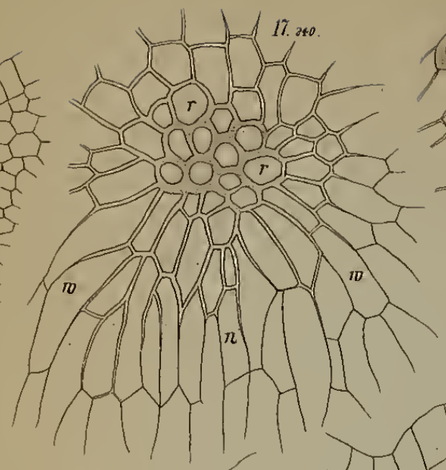
Dr. Georg Winter.

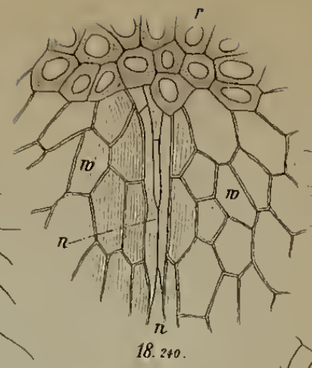
Unsere Kenntniss des Generationswechsels der Uredineen hat sich besonders in den letzten Jahren nicht unbeträchtlich erweitert Ich erinnere in dieser Beziehung nur an die Untersuchungen Fuckel's, Schröter's und Magnus', die nach De Bary's Vorgange durch Culturversuche die Zusammengehörigkeit gewisser Aecidien mit Monocotylen bewohnenden Uredineen darthaten. Im Nachfolgenden vermehre ich die bisher bekannten Fälle durch einen weiteren, der die Puccinia sessilis Schneider betrifft. Diese Art, von Schröter zuerst in der Sitzung der schlesischen Gesellschaft vom 27. Jan. 1870 bekannt gemacht, später in dem Verzeichniss der schles. Brand- und Rostpilze veröffentlicht, ist ein auf Phalaris arundinacea in hiesiger Gegend sehr häufiger Schmarotzer. Sie findet sich hauptsächlich auf Exemplaren des genannten Grases, die in feuchtem, schattigem Gebüsch der Auewälder wachsen, während sie auf den die Flussufer umsäumenden Individuen selten oder nicht vorkommt. Dieser Umstand liess mich von vorneherein vermuthen, dass diejenige Nährpflanze, die das Aecidium unserer Puccinia trug, unter ähnlichen Verhältnissen vorkommen müsse. Eine solche Pflanze ist nun Allium ursinum, die in den Leipziger Auenwäldern äusserst häufig und fast alljährlich von Aecidium Alliatum Rabh (Handbuch p. 15) in umfangreichster Weise befallen ist Oft nun finden sich zwischen solchen Allium-Heerden Stöcke von Phalaris, die dann stets reichlicher mit Puccinia sessilis behaftet sind, als andere, weiter von Allium-Standorten entfernte. Die Vermuthung, dass das Aecidium Alliatum zu Puccinia sessilis gehöre, drängte sich mir sofort auf, als ich mehrere Jahre hindurch immer die gleichen Verhältnisse beobachtete. Jedoch erst in diesem Frühjahr hatte ich Gelegenheit, diesbezügliche Culturversuche anzustellen. Zunächst wurden auf junge, mittelst Glasglocken abgeschlossene Allium-Pflänzchen zu einer Zeit, wo von Aecidium noch nichts zu sehen war, überwinterte, aber frisch gesammelte Sporen von Puccinia sessilis gesät; nach wenigen Tagen hatten diese reichlich gekeimt, nach etwa einer Woche zeigten sich an den markirten Stellen die Spermogonien eines Aecidium, denen bald die Hymenienform folgte Dies Aecidium entsprach vollständig dem bekannten A Alliatum Rbh. — Einige Wochen später wurde der Versuch in umgekehrter Weise ausgeführt. Frisch gesammelte Aecidium-Sporen wurden auf die Blätter ganz junger, meist erst einblättriger Phalaris-Pflänzchen ausgesät. Auch hier wurden die Graspflanzen gehörig isolirt, die besäten Stellen mit Tusche-Strichen markirt. Nach kurzer Zeit brachen an diesen Stellen und zunächst nur hier, die Uredo-Räschen der Puccinia sessilis hervor, die sich später über die ganze Pflanze verbreiteten und schliesslich im Spätsommer von den Teleutosporen gefolgt wurden, die sich ebenfalls von typischer P. sessilis in Nichts unterschieden. Durch diese Versuche halte ich die Zusammengehörigkeit der P. sessilis und des Aecidium Alliatum für erwiesen Bezüglich der Nomenclatur sei erwähnt, dass nach freundlicher Mittheilung De Bary's P. sessilis Schneider identisch ist mit P. Brachypodii Fckl, Symb. mycol. p. 60., die ihrerseits zu P. linearis Rob. (in Desmaz pl. crypt. sér. 2 Nr. 152. et Annales sc. naturelles, Série 4. tome IV. (1855.) p. 125) als Synonym gehört Die Species muss also Puccinia linearis Rob. heissen.

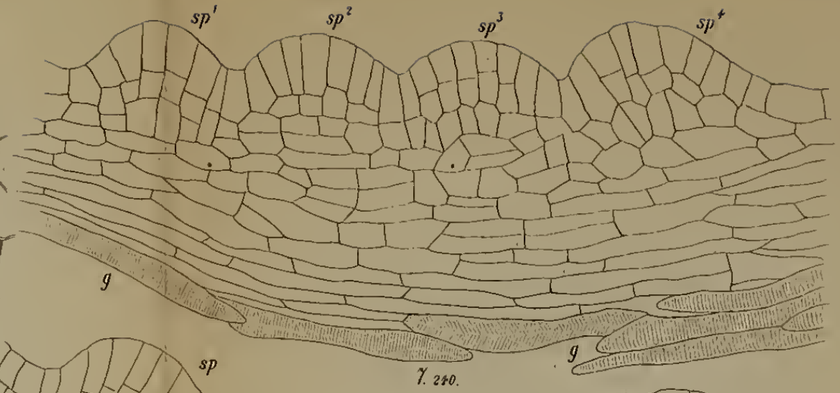
Druck von G. Pätz in Naumburg a/S.

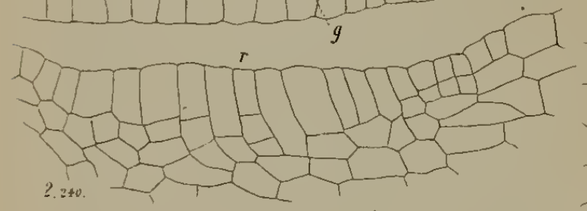


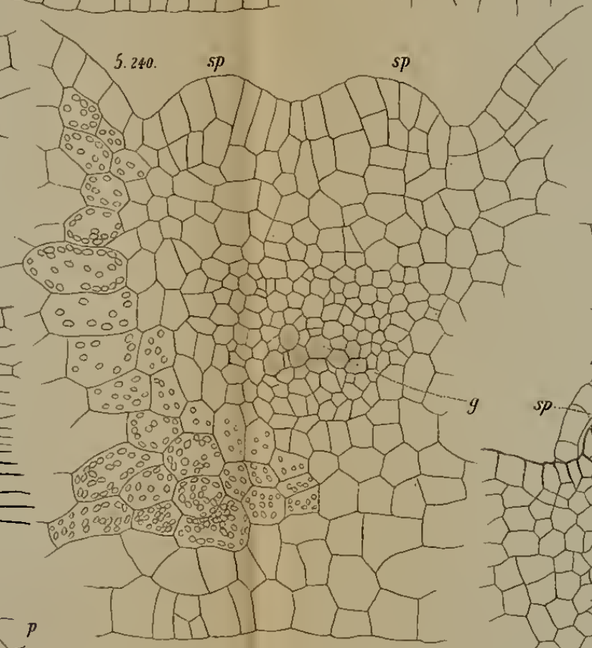


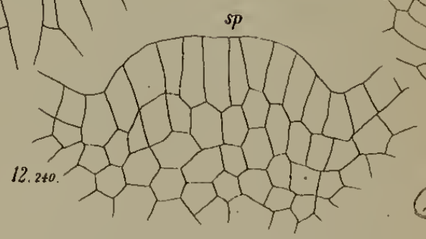


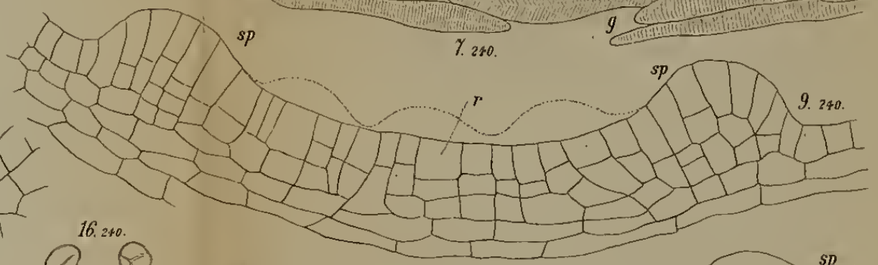


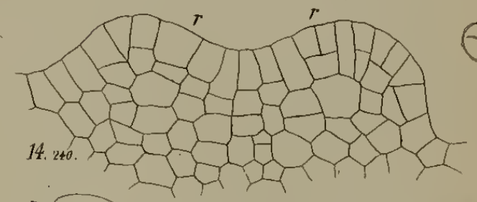


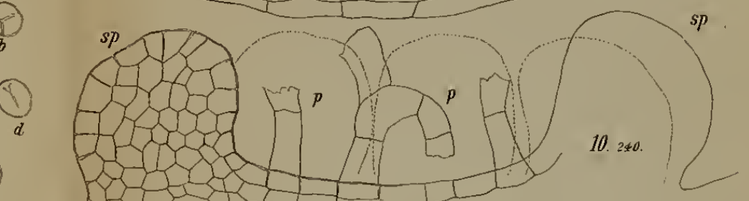


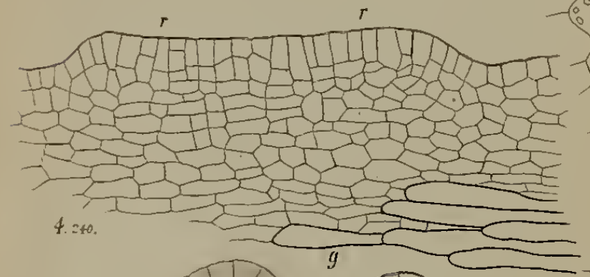


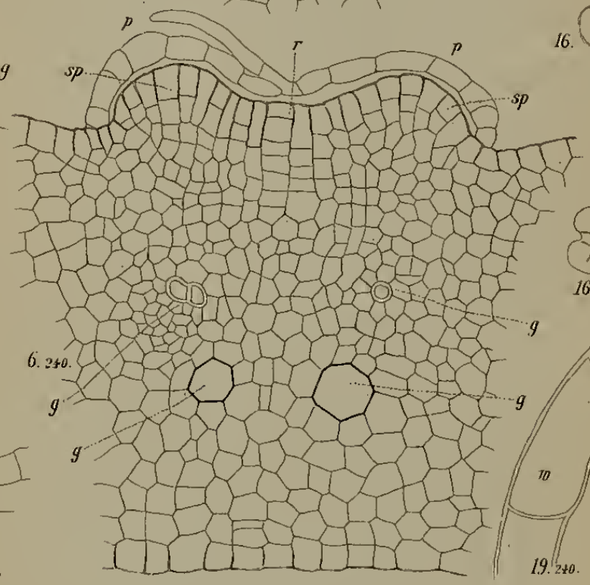


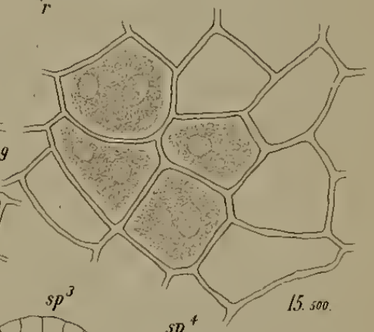


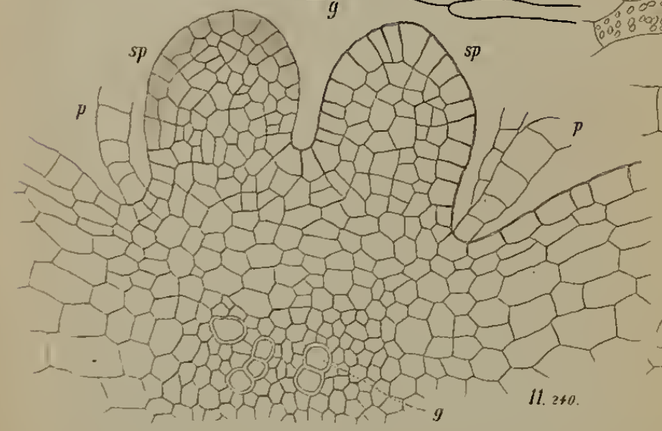


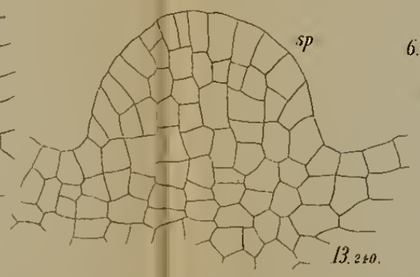


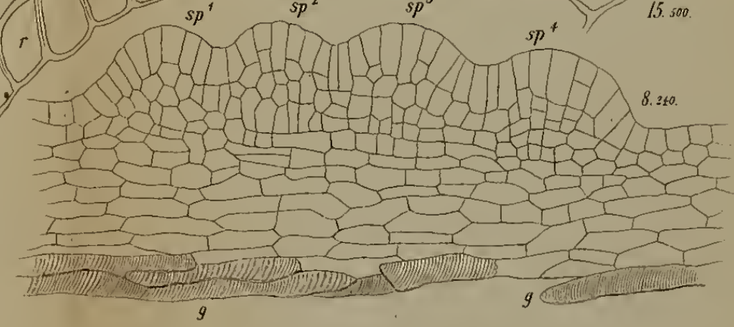












Luerssen del.

20. 240.

24. 240.

22. 240.

29. b. 28.

26. 240.

29. a. 1.

28. a. 28.

28. b. 28.

23. 240.

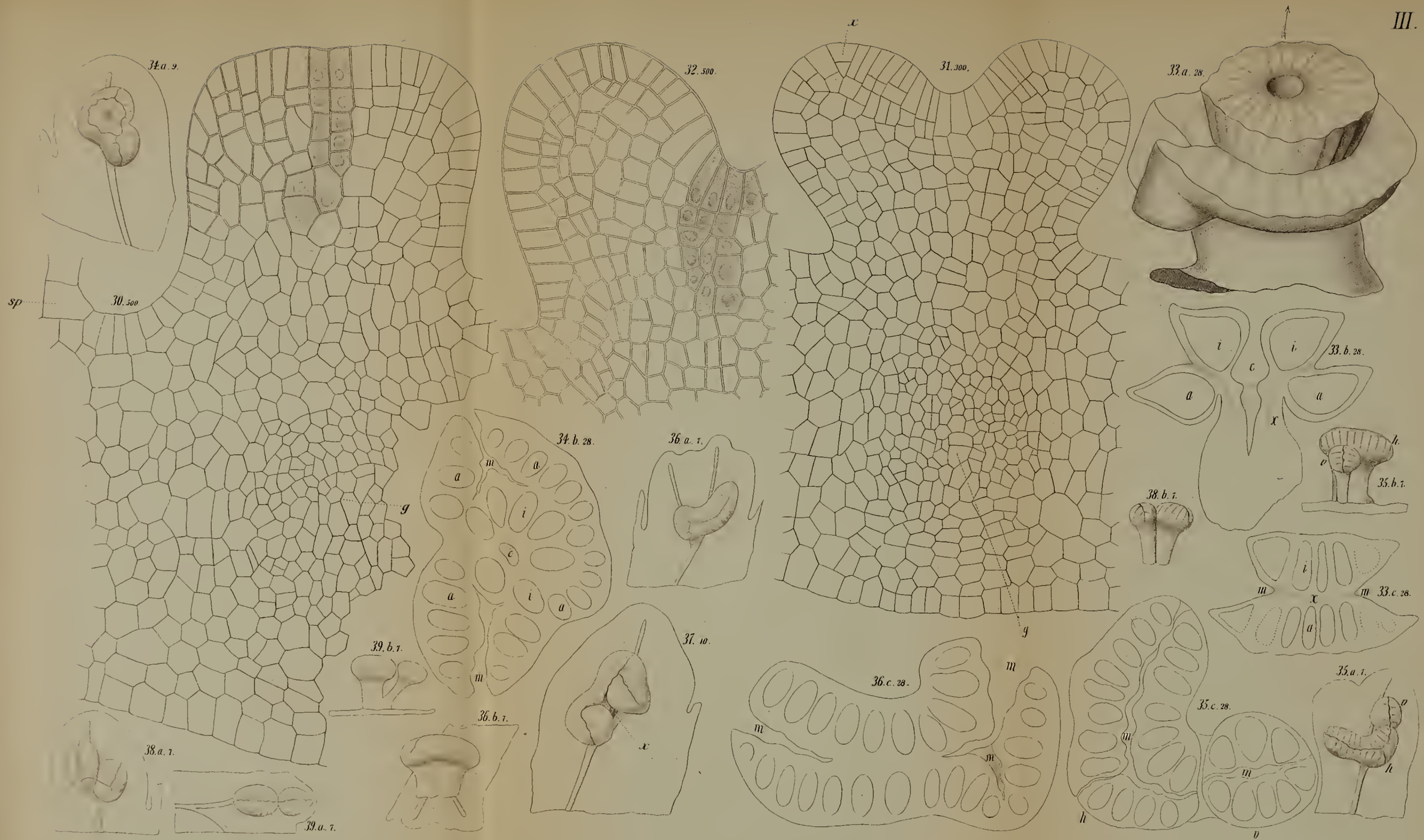
28. c. 28.

21. 240.

25. 28.

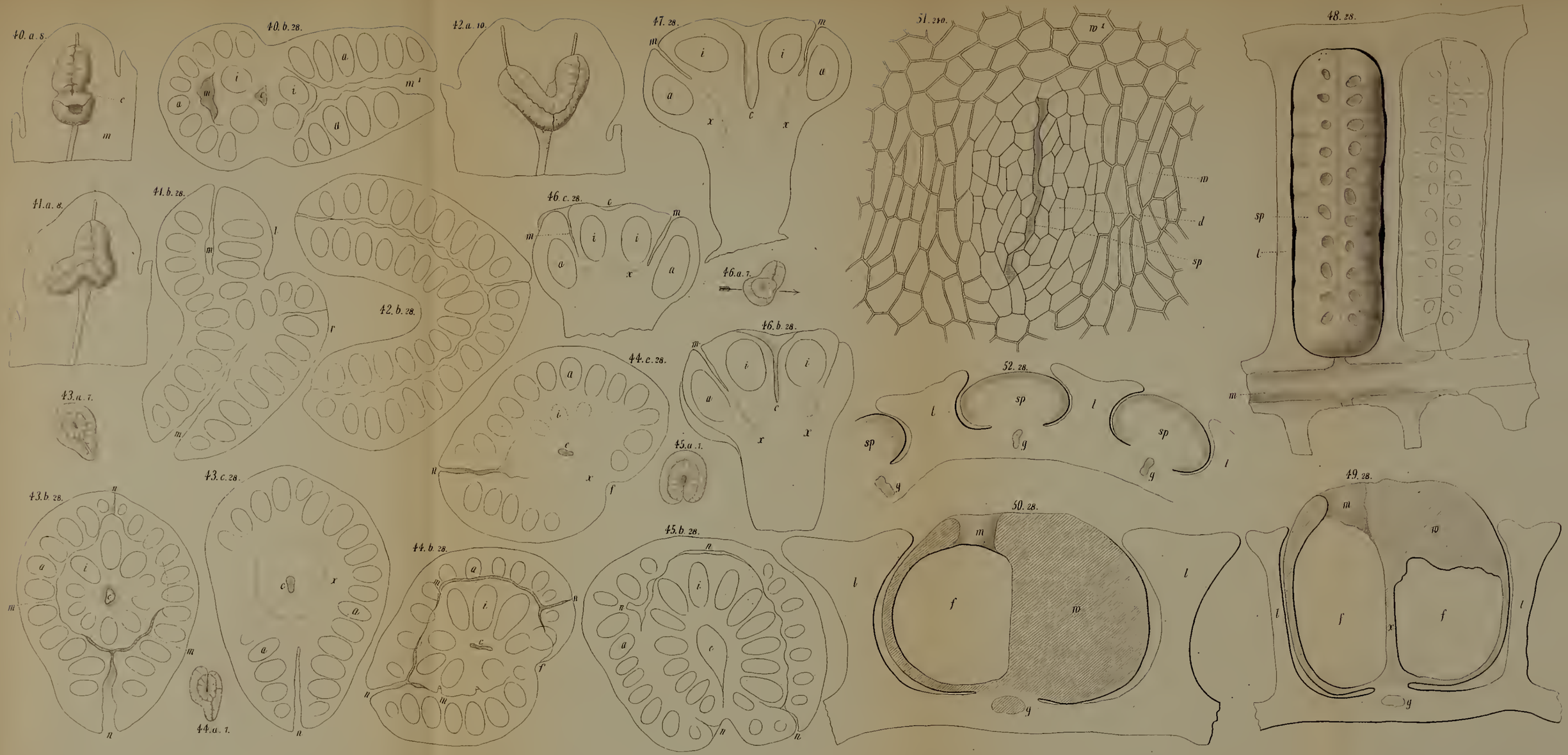
27. 6

Luerssen del.



Luerssen del.

Lith. v. Breitkopf & Härtel, Leipzig.


40. a. 8.
40. b. 28.
42. a. 10.
47. 28.
51. 240.
48. 28.
41. a. 8.
41. b. 28.
42. b. 28.
46. c. 28.
46. a. 7.
46. b. 28.
52. 28.
43. a. 7.
44. c. 28.
45. a. 7.
43. b. 28.
43. c. 28.
44. b. 28.
45. b. 28.
50. 28.
49. 28.
44. a. 7.
Luerssen del.
Lith. v. Breitkopf & Härtel, Leipzig.

BRITISH MUSEUM

1.
l
a
h

2.
k

9.
zs
r

11.
c
e
en

16.

17.
f

4.

12.
p

14.

18.

19.

3.
ek
en

6.

8.
o
ek
en

15.

21.
zs
ek
en

7.
a
i
k
e

5.
z

13.
k

10.
a
i
k
k
i
r

20.
pk

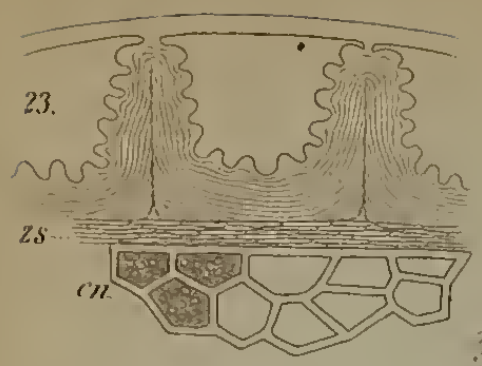
22.

Georg Lohde ad nat. del.

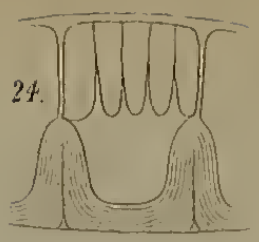
Lith. v. Breitkopf & Härtel, Leipzig.

BRITISH MUSEUM

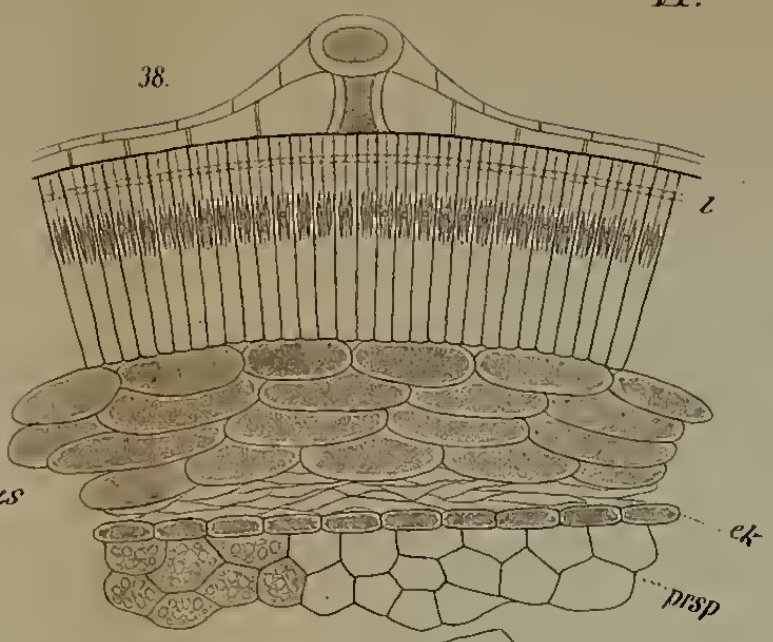
23.



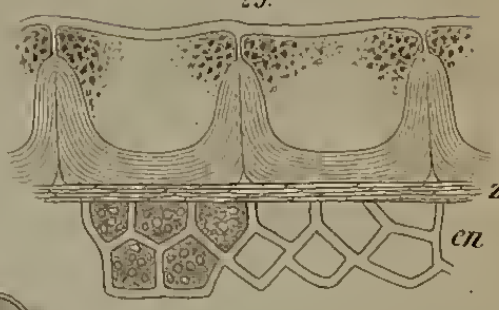
24.



38.

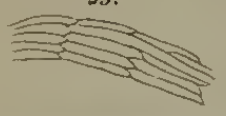


25.

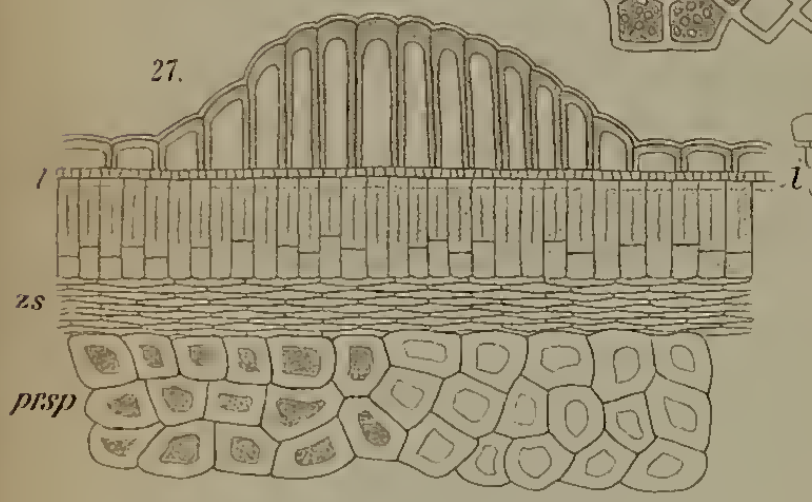


28.

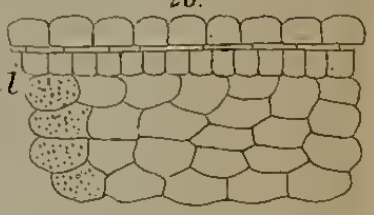
29.



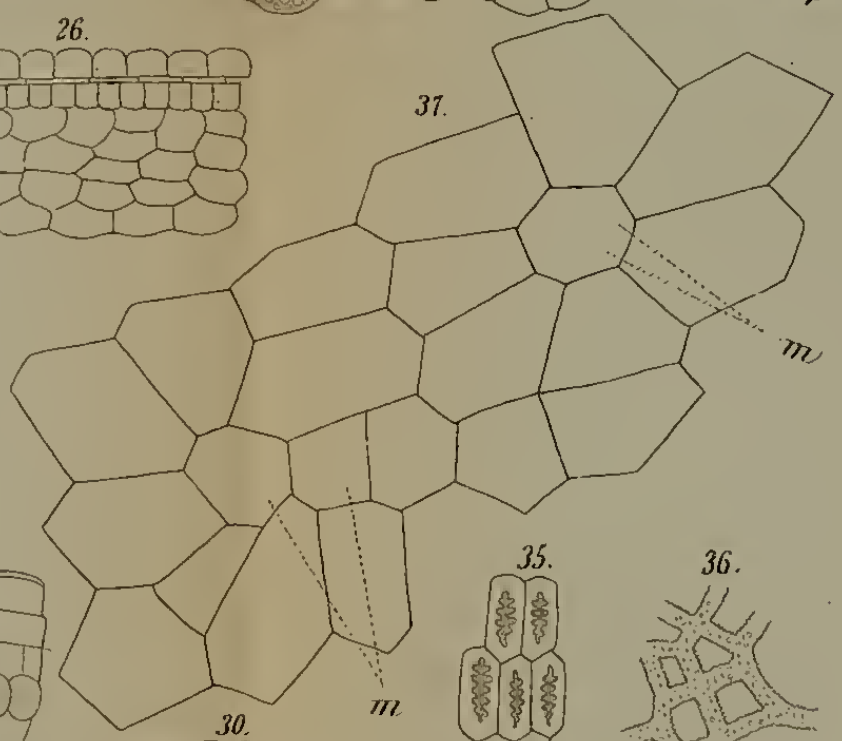
27.



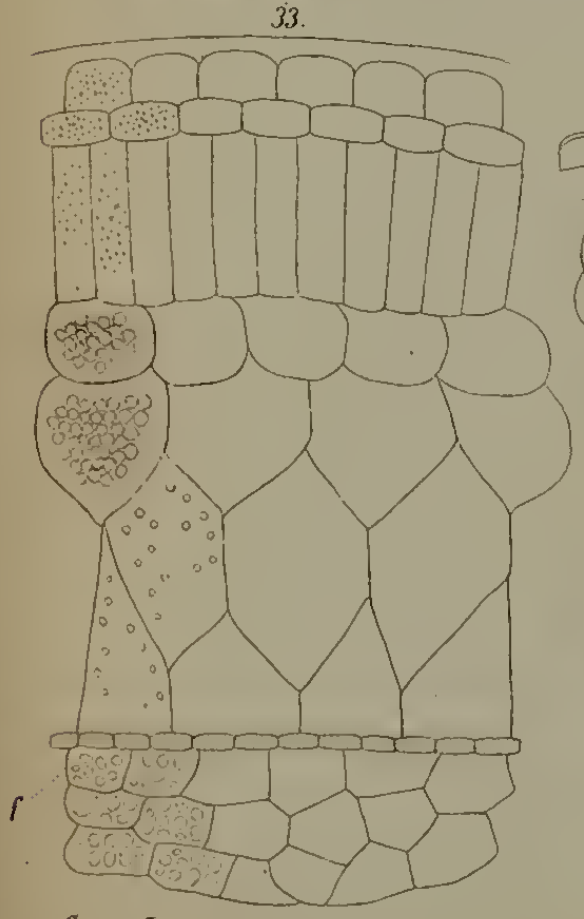
26.



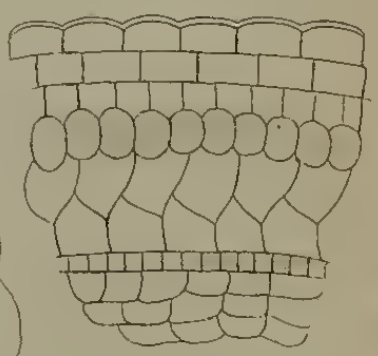
37.



33.



31.

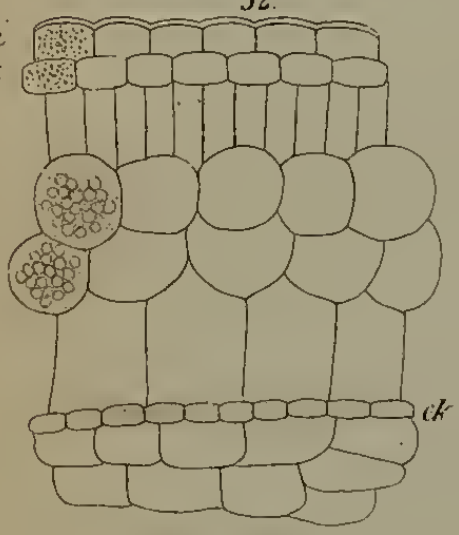


35.

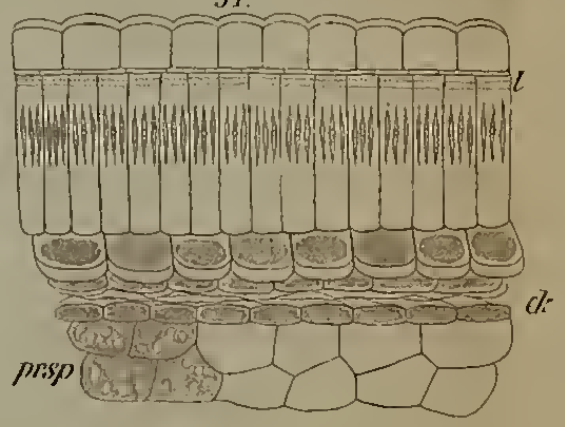
36.

30.

32.



34.



Georg Lohde ad nat. del.

Lith. v. Breitkopf & Härtel, Leipzig.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

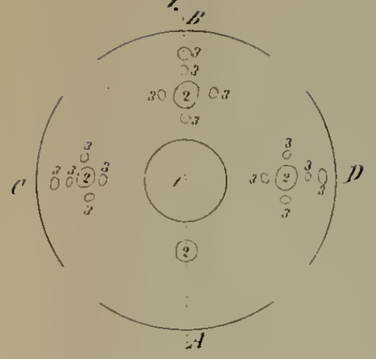
Fig. 23.

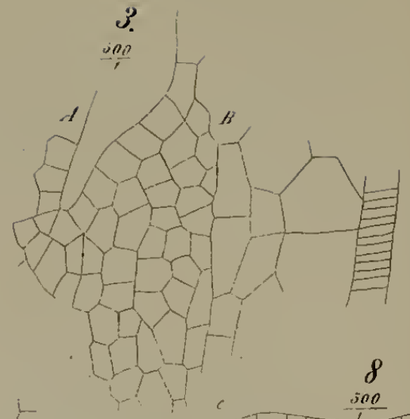
Fig. 24.

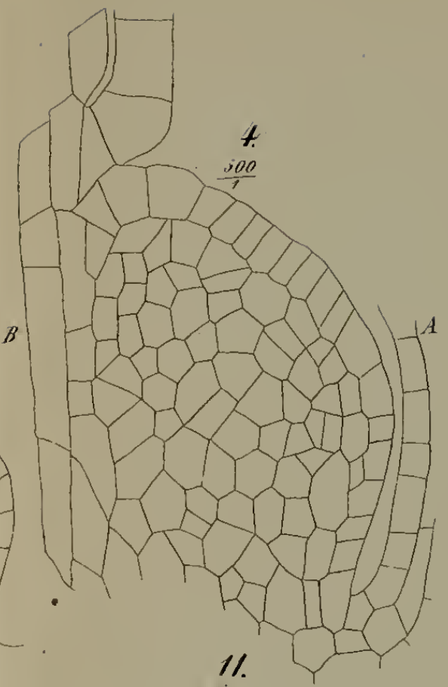
D. P. Barciano ad. nat. del.

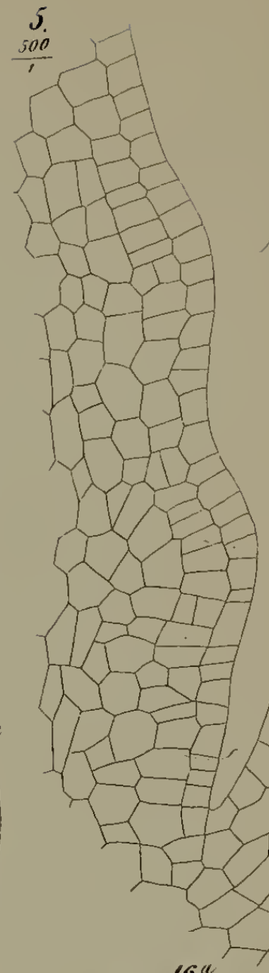
Taf. VIII.

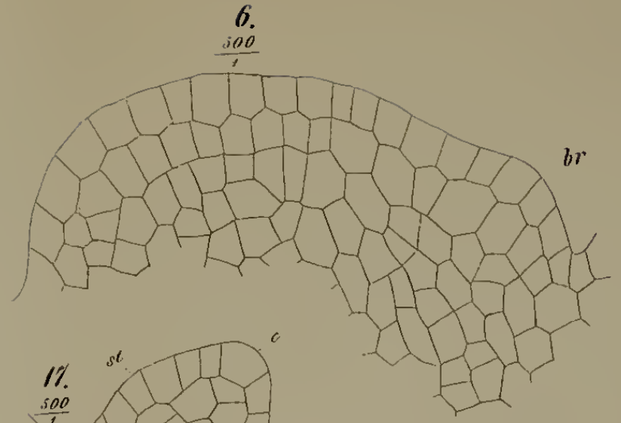
Dr. Pederfén del.

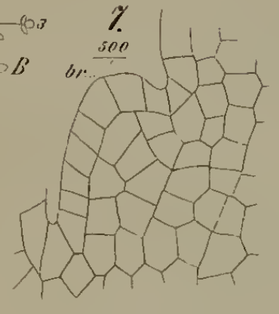


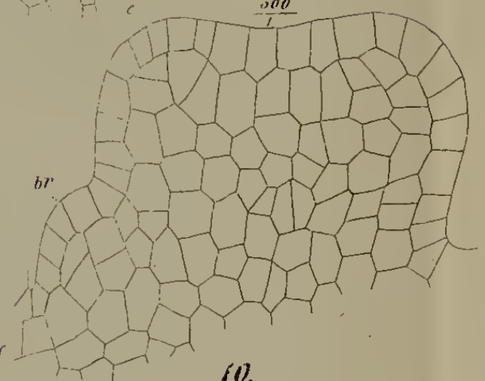


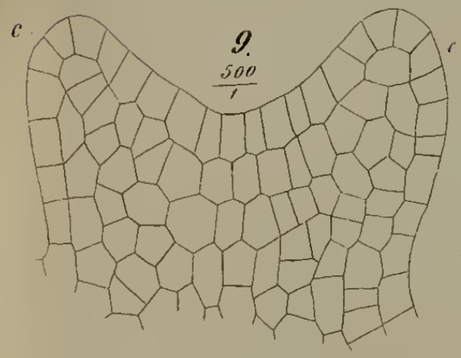


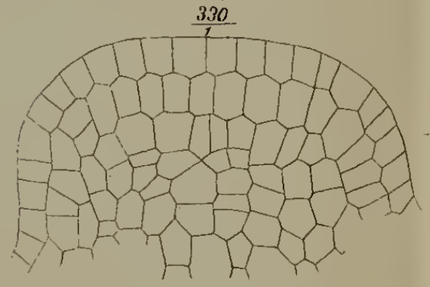


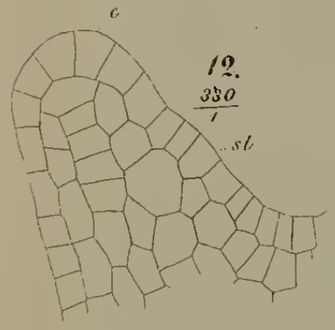


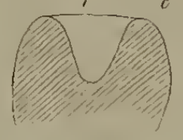


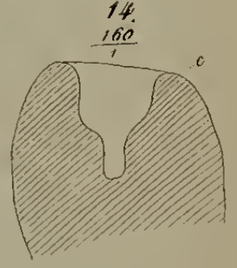


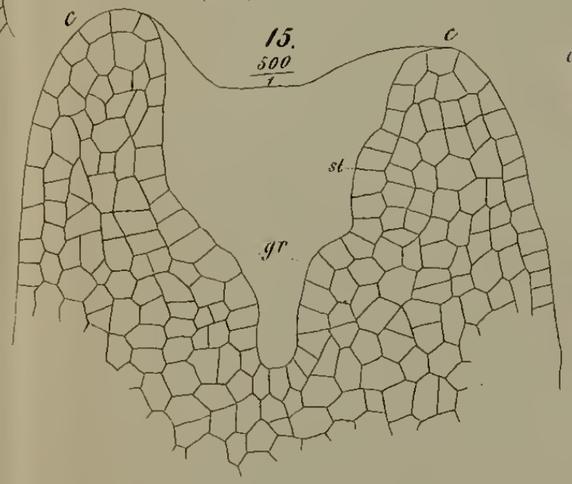


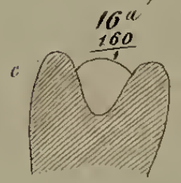


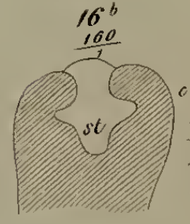


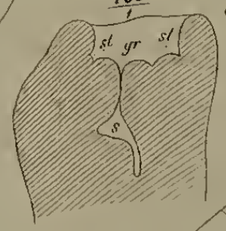


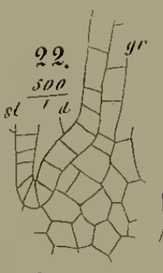


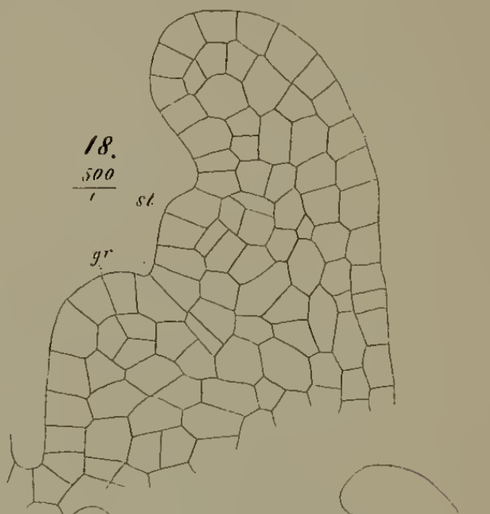




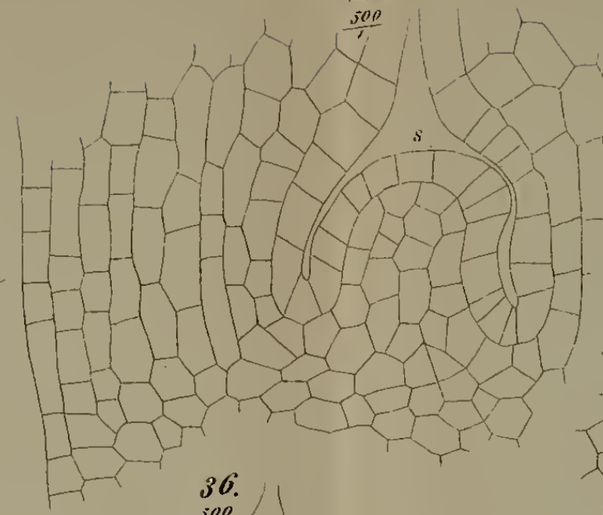


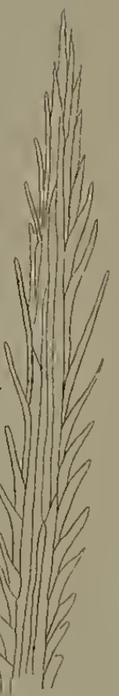


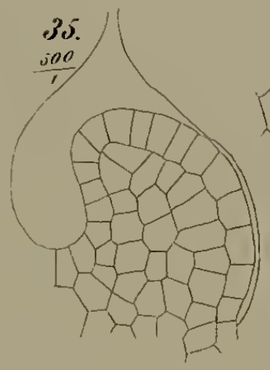


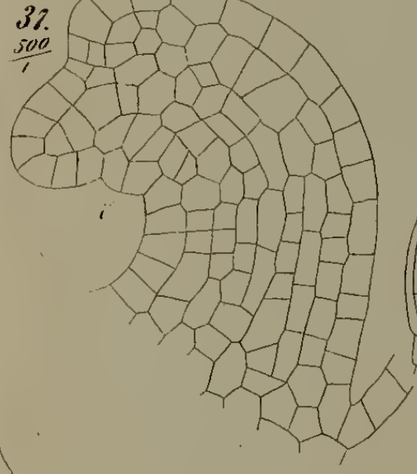


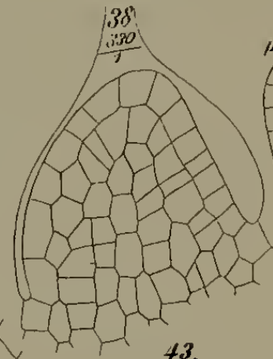
Haenlein gez.

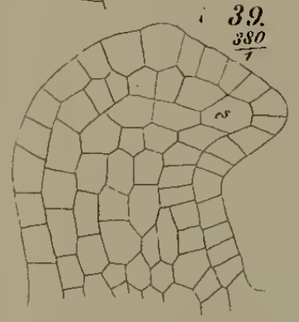


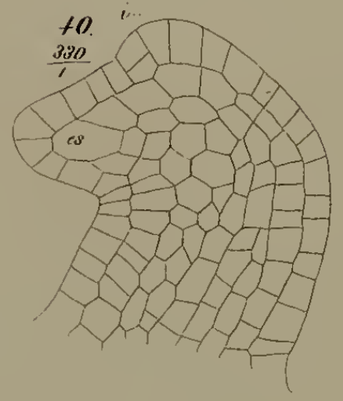


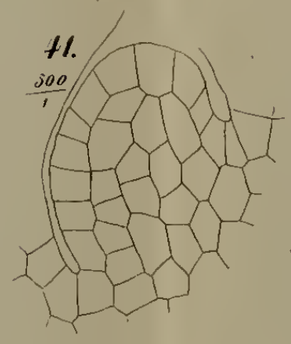


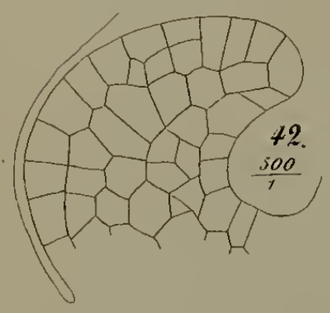


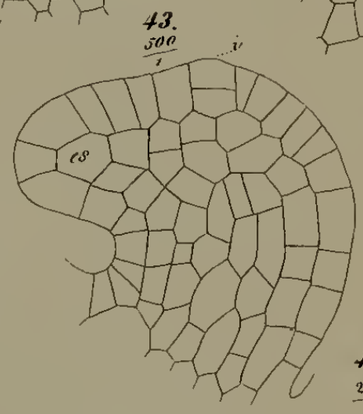


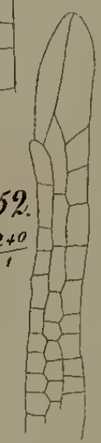












Haenlein gez.

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

Taf. XI.

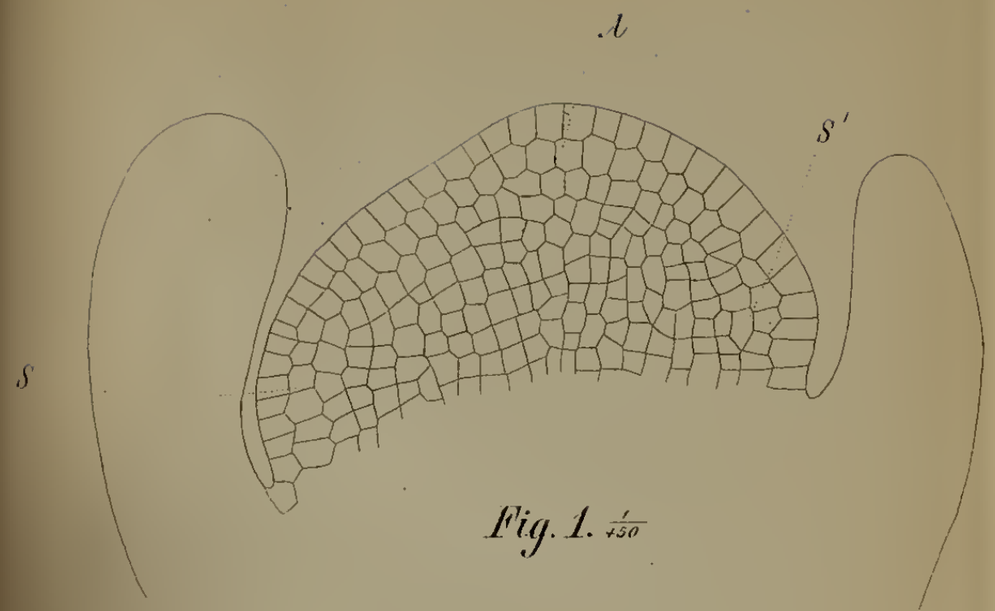


Fig. 1. $\frac{1}{450}$

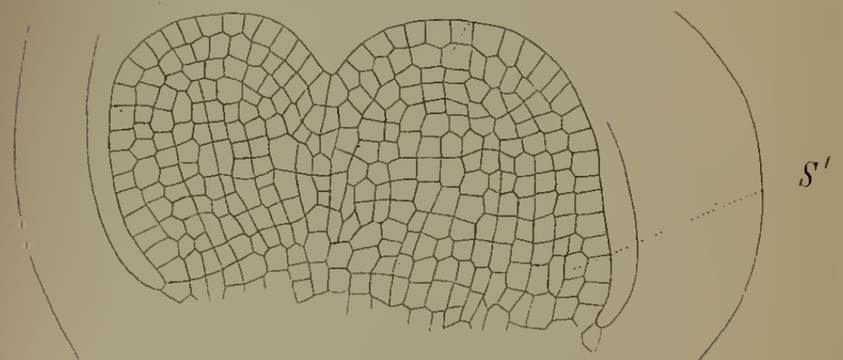


Fig. 2. $\frac{1}{450}$

Fig. 3. $\frac{1}{250}$

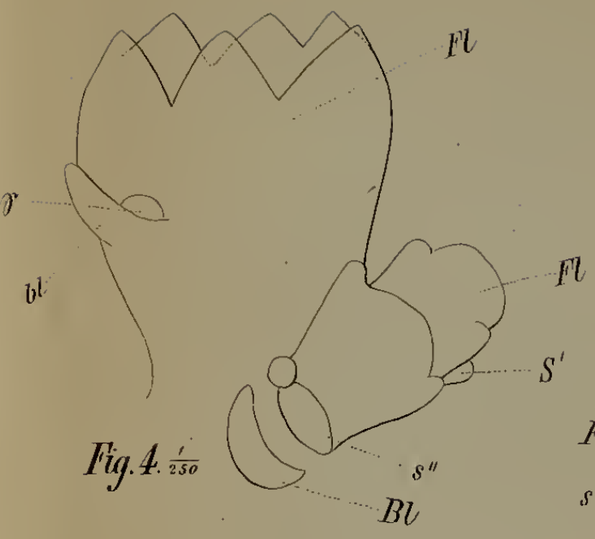


Fig. 4. $\frac{1}{250}$

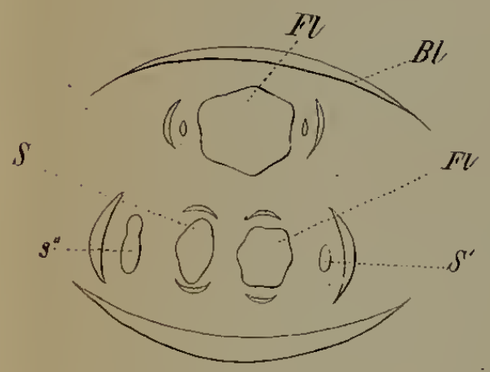


Fig. 5.

Fig. 3*. $\frac{1}{250}$

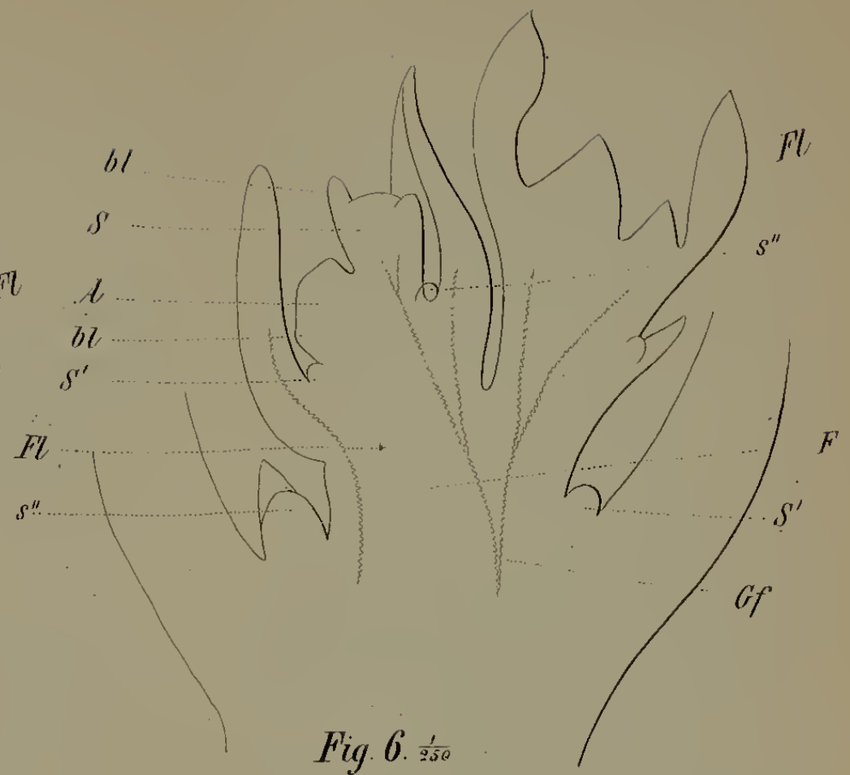


Fig. 6. $\frac{1}{250}$

Fig. 7. $\frac{1}{250}$

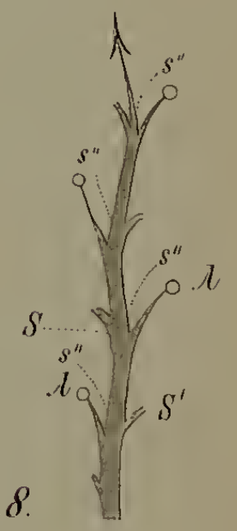


Fig. 8.

D. P. Barciani ad. nat. del.

Fig. 1.

Fig. 4

Fig. 3.

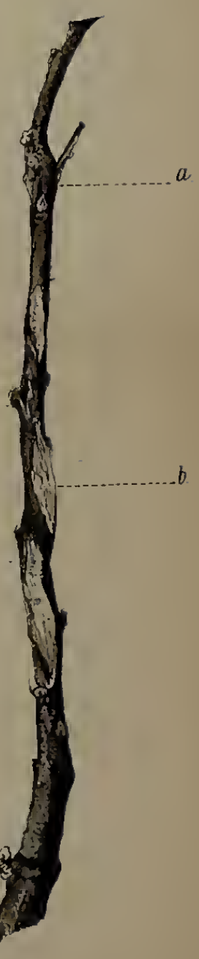


Fig. 2